ENCYCLOPÉDIE
DES
SCIENCES

ZOOLOGIE
II

GRANGE BATELIÈRE

GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

ZOOLOGIE

II

GRANGE BATELIÈRE, PARIS - ÉDITIONS KISTER, GENÈVE - ÉRASME, BRUXELLES-ANVERS



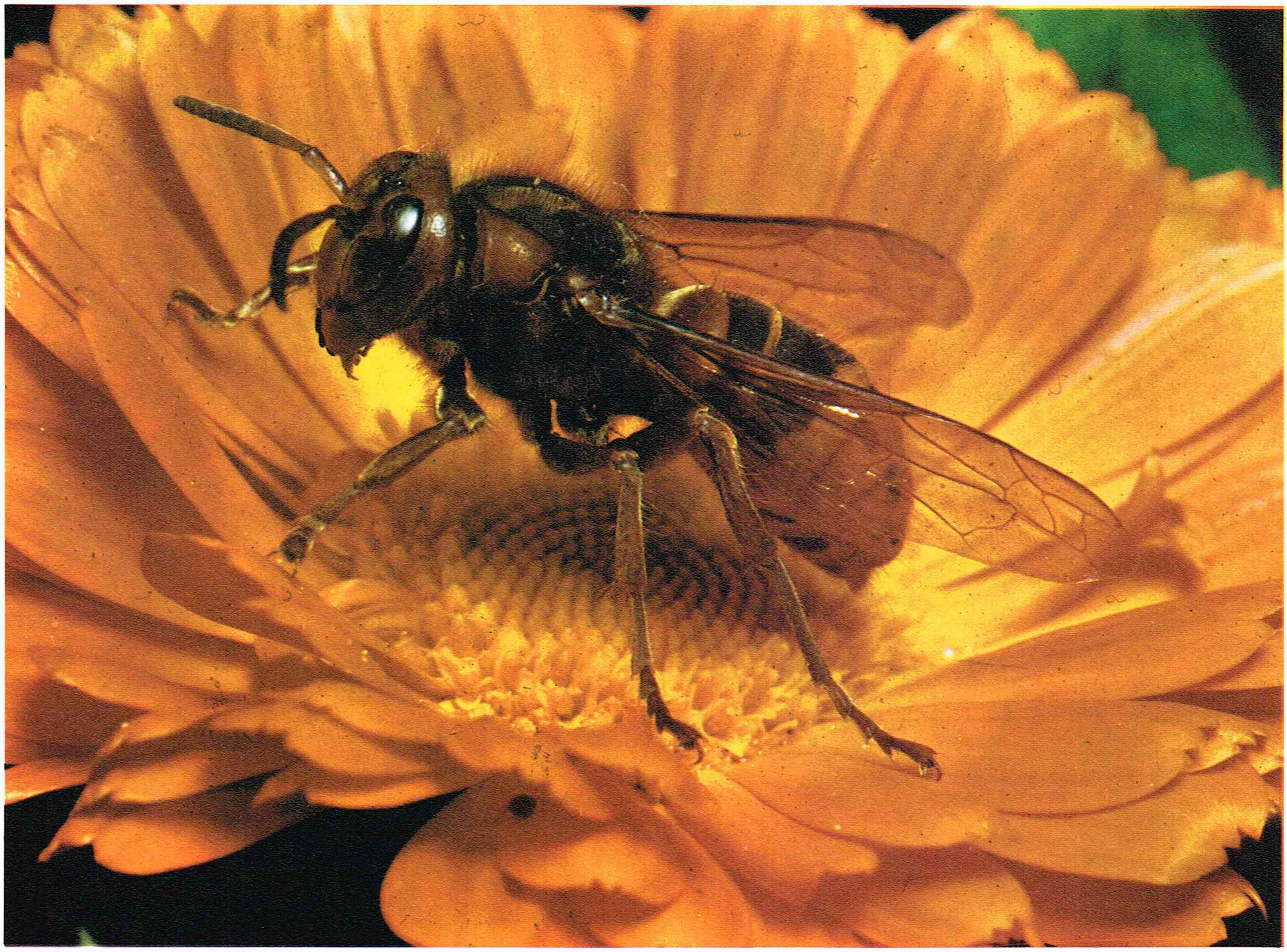
Publiée sous le haut patronage de :
Messieurs les professeurs :
Jean DORST, membre de l'Institut,
Charles FEHRENBACH, membre de l'Institut,
Roger HEIM, membre de l'Institut,
Monsieur l'amiral André JUBELIN,
Messieurs les professeurs :
Pierre LÉPINE, membre de l'Institut,
Louis LEPRINCE-RINGUET, de l'Académie française,
Jean-François LEROY, professeur au Muséum national d'histoire naturelle,
Henri NORMANT, membre de l'Institut,
Monsieur Jacques PICCARD, docteur ès sciences h.c.

Réalisation	IDÉES ET ÉDITIONS 16, avenue de Friedland, 75008 Paris
Comité de direction	Cristobal de ACEVEDO, Simone DEVAUX, Uberto TOSCO.
Rédaction	Patrick PHLIPONEAU, Françoise MENU, Marie-Noëlle RENARD, Vanina DORÉ.
Recherche de l'illustration	Mathilde RIEUSSEC.
Mise en pages	Tito TOPIN et Serge BROCHE.
Illustrations techniques	Richard COLIN.
Coordinateur des dessins	Mario LOGLI.
Fabrication	Sylvie MARCHAND, Martine TOTIN.
Directeur de la publication	J.-P. BRÉVOST.

Ont collaboré à ce volume :

Pour les Insectes :
M. BOULARD, pour les Dictyoptères, les Embioptères, les Orthoptères,
les Psocoptères, les Mallophages, les Anoploures, les Homoptères, les Thysanoptères,
les Strepsiptères et les Hyménoptères.
J. CARAYON, pour les généralités sur la systématique et sur les « Rhynchotes »,
les Hémiptères, les Aphaniptères et les Diptères.
R. DAJOZ, pour les Coléoptères.
J. LEGRAND, pour les Éphéméroptères, les Odonatoptères, les Isoptères,
les Plécoptères, les Notoptères, les Phasmoptères, les Zoraptères, les Mégaloptères,
les Raphidioptères, les Névroptères, les Mécoptères et les Trichoptères.
J. MENIER, pour les Collemboles, les Protoures, les Diploures, les Thysanoures
et les Dermaptères.
P.-C. ROUGEOT, pour les Lépidoptères.

Pour les Échinodermes : G. CHERBONNIER.
Pour les Stomocordés, les Pogonophores, les Cordés, les Urocordés et les
Céphalocordés : C. MONNIOT.
Pour l'introduction des Vertébrés : J. ANTHONY.



C. Bevilacqua

▲ *La classification des Insectes repose en majeure partie sur les caractères des ailes et sur les types de métamorphoses. Ici, un frelon,* Vespa crabro, *appartenant aux Holométaboles (métamorphoses complètes) et à l'ordre des Hyménoptères.*

SYSTÉMATIQUE DES INSECTES

La classification d'un groupe donné comporte en fait deux opérations distinctes. L'une consiste à délimiter ce groupe par rapport à ses voisins, tout en établissant sa place exacte parmi ceux-ci. L'autre, souvent considérée comme la classification proprement dite, est la subdivision du groupe en question. Dans les deux cas, on se fonde sur l'étude comparative détaillée de caractères qui doivent être aussi divers que possible et, surtout, reconnus significatifs des *degrés de parenté*. En effet, depuis que l'on s'est rendu compte de l'évolution des êtres vivants, leur classification n'est pas seulement une opération de répartition des individus en un système de catégories hiérarchisées, les *taxons*, mais elle cherche aussi à rendre compte le mieux possible de leur filiation ; cette systématique est dite *évolutive*, ou *phylétique*.

Position systématique et définition du groupe des Insectes

En ce qui concerne les Insectes, il y a donc lieu d'examiner d'abord quelle position ils occupent dans l'ensemble groupant les Animaux les plus proches, c'est-à-dire parmi les Arthropodes, et ce que l'on pense aujourd'hui de leur origine. Ce vaste phylum des Arthropodes comprend, rappelons-le, trois divisions principales : les Trilobites, uniquement fossiles, puis les Chélicérates et les Mandibulates, groupes qui rassemblent à eux deux les 7/8 de toutes les espèces vivantes. C'est dans les Mandibulates que se rangent les Insectes en compagnie des Myriapodes et des Crustacés.

Hansen, en 1893, et quelques autres zoologistes, se fiant aux ressemblances de certains caractères céphaliques, ont cru que les Insectes descendent de Crustacés primitifs. Mais cette idée est abandonnée de nos jours et l'on s'accorde à séparer nettement les Mandibulates possédant deux paires d'antennes, c'est-à-dire les Crustacés, de ceux qui n'en ont qu'une : les Myriapodes et les Insectes, réunis dans le groupe des Atélocérates. En revanche, la subdivision précise de ce groupe a constitué, jusqu'à ces dernières années, un sujet très controversé, dont un aperçu doit être donné puisqu'il intéresse la définition même des Insectes par rapport aux Myriapodes.

Alors que les Myriapodes ont un corps composé d'une tête suivie de nombreux segments identiques portant chacun une paire de pattes, les Insectes présentent toujours trois segments thoraciques pourvus de pattes et bien distincts des segments abdominaux, dont la plupart sont généralement sans appendices. La différence, très accusée dans l'immense majorité des cas, s'atténue beaucoup quand on compare quelques Insectes Aptérygotes avec quelques Myriapodes, notamment avec les formes jeunes des Symphyles. Aussi divers auteurs l'ont-ils jugée sans valeur en regard d'autres caractères montrant, d'après eux, l'hétérogénéité du groupe des Myriapodes, dont certains représentants seraient beaucoup plus proches des Insectes que des autres Myriapodes.

A la fin du siècle dernier, Pocock, le premier, divise l'ensemble Myriapodes-Insectes en deux grands groupes : d'une part les *Progonéates*, dont les orifices génitaux sont situés peu en arrière de la tête (Diplopodes, Pauropodes et Symphyles), d'autre part les *Opisthogonéates*, où ces orifices se trouvent sur l'avant-dernier segment du corps (Chilopodes et Insectes). Au contraire, selon Snodgrass (1938) les Insectes forment avec les Diplopodes, les Pauropodes et les Symphyles un groupe des *Labiata*, que la fusion des bases des secondes maxilles en labium oppose aux Chilopodes. Les travaux accomplis par Tiegs entre 1940 et 1947 démontrent que la position antérieure des orifices génitaux chez les « Progonéates » résulte d'une migration secondaire et n'a donc pas la grande valeur systématique qui lui était attribuée; ils apportent par ailleurs de nouveaux arguments à la thèse de Packard (1873), d'après laquelle Insectes et Symphyles descendraient d'un ancêtre commun. Toutefois, l'idée d'une proche parenté entre ces deux groupes, admise par nombre d'auteurs et encore soutenue par Sharov en 1966, est maintenant abandonnée devant les résultats concordants d'études détaillées, qui font apparaître les Myriapodes comme un ensemble homogène, bien distinct de celui des Insectes.

Une première preuve de cette homogénéité tient à l'état fondamentalement double de la plupart des segments du corps, non pas exclusivement chez les Diplopodes comme on le croyait auparavant, mais aussi chez tous les autres Myriapodes, y compris les Symphyles comme l'a montré Ravoux en 1962. De ses recherches comparatives sur les mandibules et leur fonctionnement chez les Arthropodes, Manton conclut également, en 1964, à une séparation nette entre Myriapodes et Insectes, notamment parce que les mandibules ont toujours deux articles chez les premiers, et un seul chez les seconds.

D'après des observations plus récentes, les Insectes diffèrent aussi des Myriapodes par leurs pattes généralement dépourvues d'un deuxième trochanter. On admet donc aujourd'hui qu'ils ne descendent ni des Symphyles, ni même de formes voisines des Symphyles; leur groupe et celui des Myriapodes sont parents, mais ont évolué dans deux directions différentes à partir de lointains ancêtres communs.

Les principaux caractères de la classe des Insectes sont les suivants. Ce sont des Arthropodes terrestres ou secondairement aquatiques. Leur corps est divisé en trois régions successives : la *tête*, pourvue d'une seule paire d'antennes, le *thorax* composé de trois segments portant chacun une paire de pattes, et l'*abdomen* qui compte de six à onze segments, dont les neuf premiers peuvent présenter des appendices rudimentaires ou transformés, toujours différents des pattes thoraciques. Leurs pièces buccales comprennent typiquement une paire de mandibules non segmentées, une paire de maxilles et un labium. Leurs pattes n'ont, en général, qu'un seul trochanter. La respiration est d'ordinaire trachéenne.

Subdivision des Insectes

Le nombre des espèces d'Insectes actuellement connues dépasse celui de tous les autres êtres vivants réunis. On l'évalue approximativement à un million et il est sans aucun doute bien inférieur au nombre des espèces existant en réalité, car beaucoup de groupes, dans les régions tropicales surtout, n'ont encore été que fort peu étudiés. Depuis un demi-siècle, les entomologistes décrivent chaque année de six à huit mille espèces nouvelles. Une telle abondance, à laquelle s'ajoute une extrême diversité, explique les difficultés particulières que rencontre la subdivision, communément appelée la « classification », de ce gigantesque ensemble. Il n'est donc pas étonnant que des « systèmes » fort nombreux et variés aient été proposés pour classer les Insectes. Le bref historique suivant en mentionne seulement quelques-uns qui ont marqué les grandes étapes qui se sont succédé avant d'aboutir à la classification généralement admise aujourd'hui.

Historique de la classification

La classification des Insectes s'est longtemps bornée à leur définition en tant que groupe zoologique, définition dont la première remonte à Aristote (384 -322 av. J.-C.). Celui-ci désignait sous le nom d'*Entoma* (de l'adjectif grec *entomos* = coupé, incisé) tous les Animaux ayant le corps divisé par des incisions visibles, au moins dorsalement. Les *Entoma* d'Aristote, qui ont servi à forger le terme entomologie, comprenaient les Insectes proprement dits, les Myriapodes et les Arachnides. Pendant près de deux mille ans, aucun changement notable ne fut apporté à cette définition originelle, hormis qu'*Entoma* traduit en latin devint *Insecta*. Le groupe subit ensuite, au gré des naturalistes, de singulières variations d'ampleur, allant jusqu'à comprendre tous les Arthropodes et même les Annélides. D'abord partisan d'une telle extension, Linné parvint à une définition des Insectes restrictive et voisine de l'actuelle. De plus, dans la douzième édition de son *Systema naturae* (1758) qui est à la base de la systématique, il subdivisa les Insectes en neuf ordres, dont sept ont été conservés sans importante modification dans les classifications modernes. Seuls deux ordres linnéens, les *Aptera*, groupant tous les Insectes dépourvus d'ailes, et les *Neuroptera*, associant les libellules aux actuels Névroptères, devaient se révéler artificiels.

Des améliorations partielles furent apportées au système de Linné en 1789 par Fabricius, et surtout en 1832 par Latreille, qui utilisa les caractères des ailes, des pièces buccales et des métamorphoses. Mais c'est à Brauer (1885) que l'on doit les progrès les plus marquants dans ce domaine, c'est-à-dire la division des Insectes en *Aptérygotes*, primitivement dépourvus d'ailes, et en *Ptérygotes*, ailés ou secondairement aptères, la séparation des Odonates et des Névroptères et la découverte de la parenté des ordres « mécoptéroïdes » (Mécoptères, Diptères, Lépidoptères, etc.).

Depuis le début du siècle, des paléontologistes comme Handlirsch, Tillyard, Martynov et Rohdendorf, en étudiant comparativement les Insectes fossiles et actuels, ont été les principaux artisans de la classification en usage aujourd'hui.

Classification utilisée actuellement

La classification actuelle demeure proche de celle de Martynov (1938); en effet celle-ci n'est qu'assez peu modifiée hormis quelques changements de noms, au moins en ce qui concerne les Ptérygotes. Des caractères alaires forment la base du système de Martynov. L'un de ces caractères, que Pruvost avait fait connaître en 1920 et dont l'importance s'est grandement confirmée depuis, conduit à diviser les Ptérygotes en deux grands groupes nommés par Martynov les *Paléoptères* et les *Néoptères*.

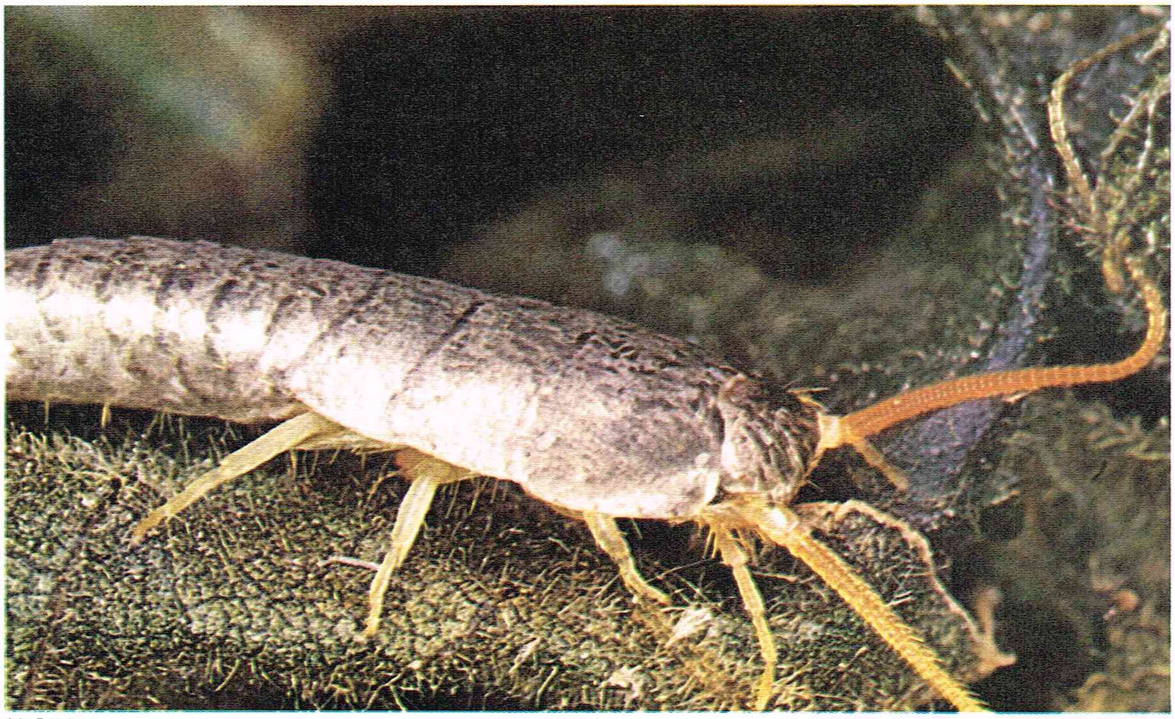
Chez les *Paléoptères*, qui ont comme seuls représentants actuels les libellules et les éphémères, les ailes au repos ne peuvent se rabattre en arrière le long du corps à cause de leur mode primitif d'articulation.

Les *Néoptères*, auxquels appartiennent tous les autres Ptérygotes encore existants, ont, grâce à la présence de sclérites articulés à la base des ailes, la faculté de placer celles-ci à plat ou en toit sur l'abdomen. Les ailes antérieures, plus ou moins sclérifiées, jouent souvent un rôle protecteur et les ailes postérieures présentent un champ jugal, d'ordinaire bien développé, que Martynov a baptisé *neala* en lui accordant une grande importance systématique. Selon cet auteur, en effet, c'est essentiellement d'après les caractères du champ jugal, complétés par quelques autres, que les Néoptères peuvent être répartis en trois sections.

Les *Polynéoptères* ont un champ jugal bien développé, présentant de nombreuses nervures; ce sont des hétérométaboles, à pièces buccales broyeuses; les tubes de Malpighi sont nombreux. La section a été subdivisée en quatre super-ordres, les Blattoptéroïdes, les Dermaptéroïdes, les Plécoptéroïdes et les Orthoptéroïdes.

Les *Paranéoptères* possèdent un champ jugal moins développé, pourvu d'une seule nervure parfois ramifiée; ce sont des Insectes hétérométaboles à pièces buccales plus ou moins fortement modifiées constituant souvent un appareil piqueur; les tubes de Malpighi sont peu nombreux. Ce groupe comprend trois super-ordres : Psocoptéroïdes, Thysanoptéroïdes, Hémiptéroïdes.

Les *Oligonéoptères* ont un champ jugal souvent réduit, voire absent, montrant éventuellement une nervure unique et toujours simple; ces Insectes holométaboles possèdent des tubes de Malpighi peu nombreux, sauf chez les Hyménoptères. Les Oligonéoptères comprennent quatre super-ordres, les Névroptéroïdes, les Mécoptéroïdes, les Coléoptéroïdes et les Hyménoptéroïdes.



M. Boulard

◀ *Ce poisson d'argent,* **Lepisma saccharina,** *est un Aptérygote Ectognathe du groupe des Thysanoures.*

Aujourd'hui, ces trois sections restent très généralement admises. Toutefois, les noms que leur a donnés Martynov ne sont presque plus utilisés, car la nervation du champ jugal à laquelle ils font allusion apparaît dépourvue, en pratique au moins, de l'intérêt systématique majeur qui lui était attribué par ce paléontologiste. Les Néoptères se classent à nouveau d'après leurs types de métamorphoses et divers autres caractères. Voici leurs principales subdivisions et, entre parenthèses, les sections de Martynov auxquelles elles correspondent :

— Hémimétaboles { Orthoptéroïdes (= Polynéoptères)
Hémiptéroïdes (= Paranéoptères)

— Holométaboles (= Oligonéoptères)

Les Aptérygotes, qui n'ont guère en commun que l'absence primitive d'ailes, ne sont plus considérés de nos jours comme un ensemble homogène opposé à celui des Ptérygotes. Les Collemboles, les Protoures, les Diploures et les Thysanoures, auxquels on a récemment ajouté les Monoures, uniquement fossiles, constituent des groupes si distincts qu'Handlirsch déjà en faisait autant de classes séparées, chacune équivalente à la classe des Insectes. Leur rang systématique et leurs parentés, aussi bien entre eux qu'avec les Ptérygotes, ont fait l'objet de nombreuses discussions. Suivant une opinion largement admise ces dernières années, les ancêtres des Insectes, encore inconnus, devaient avoir nombre des caractères existant chez certains Thysanoures actuels. Ils auraient évolué dans deux directions différentes en formant deux ensembles inégaux, d'une part, les *Ectognathes,* à pièces buccales externes (les Monoures, les Thysanoures et les Ptérygotes), d'autre part, les *Entognathes*, à pièces buccales enfermées dans une cavité ventrale de la tête (les Protoures, les Collemboles et les Diploures).

Toutefois en 1972, Manton conclut de l'ensemble de ses études comparatives détaillées sur les pièces buccales, la structure céphalique, l'articulation des pattes, et

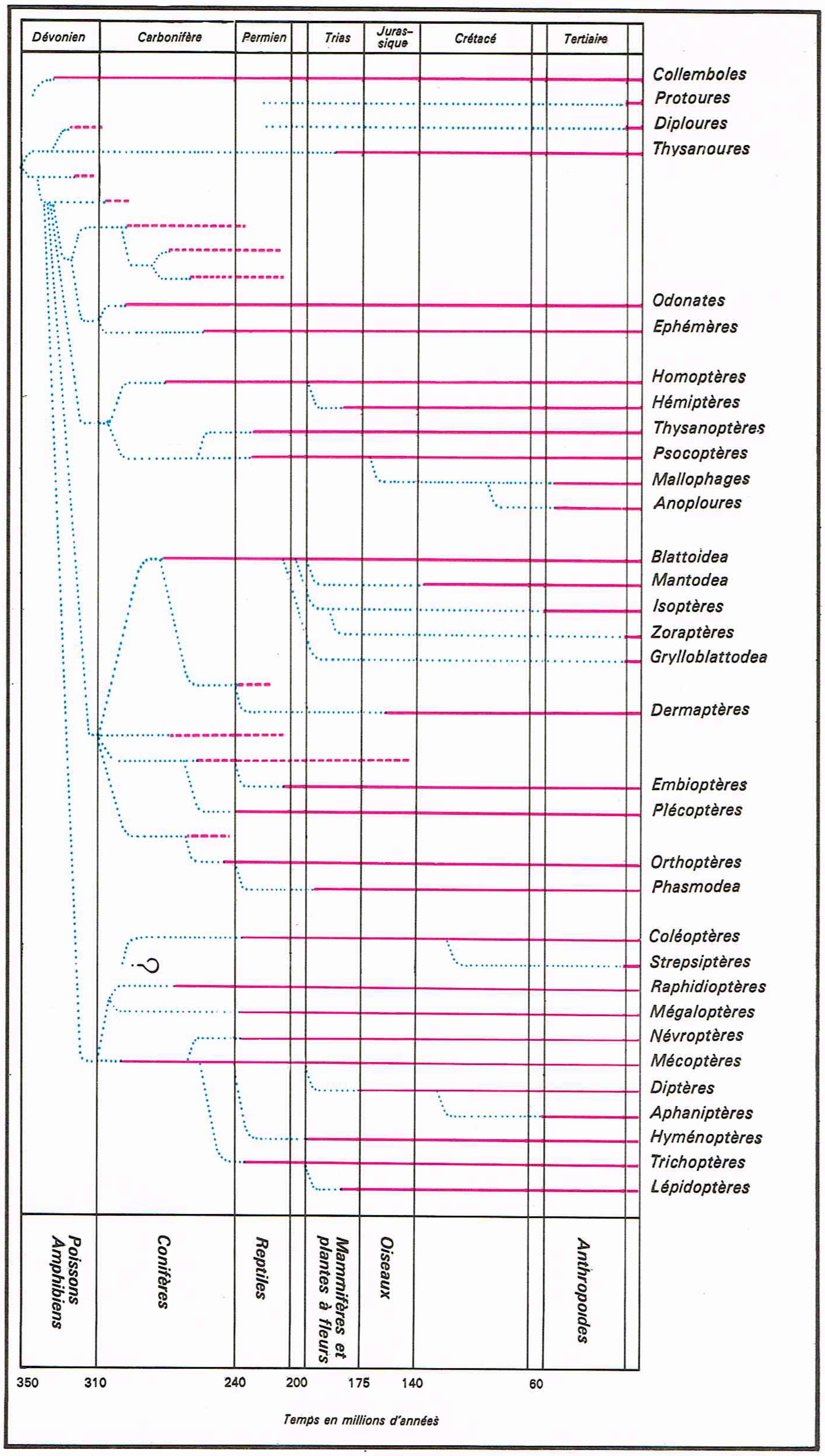
▼ *A gauche,* **Anaciaeschna isosceles,** *dont les ailes, au repos, ne peuvent se rabattre en arrière le long du corps, appartient donc au groupe des Paléoptères ; à droite, une blatte (genre* **Gyna***), représentant du groupe des Néoptères.*



I. Bucciarelli



M. Boulard



G. Hodebert

▲ ***Tableau de classification phylogénique des Insectes.***

d'autres caractères, que chacun des groupes d' « Aptérygotes » et les Ptérygotes ont évolué séparément. Aucune proche parenté ne pouvant être mise en évidence entre eux, il faut considérer ces groupes comme autant de sous-classes.

Formes fossiles et évolution des Insectes

Les plus anciens Insectes dont on ait trouvé des fossiles vivaient au Dévonien, et sont connus par deux espèces seulement. L'une, *Rhyniella praecursor*, est un Collembole Néanuridé très proche des formes actuelles, ce qui suppose qu'il s'est opéré une longue évolution antérieure, puis une stabilité remarquable. L'autre, *Eopterum devonicum*, est au contraire un Ptérygote fort primitif, considéré comme le représentant de l'ordre fossile des Archaeoptères, peut-être même d'une section particulière. Selon Sharov (1966), les ailes d'*Eopterum* ne permettaient pas encore un vol véritable; elles témoigneraient d'un stade évolutif intermédiaire entre les expansions latérales thoraciques non articulées ou *paranota*, que les ancêtres des Ptérygotes utilisaient sans doute pour planer, et les ailes « volantes » articulées.

Au Carbonifère, en liaison sans doute avec le développement de la flore terrestre, les Insectes semblent devenir beaucoup plus nombreux et variés. La plupart appartiennent à des ordres dont les derniers représentants s'éteindront au Permien. Si les « Aptérygotes » fossiles de cette époque restent rares (Monoures), en revanche les Paléoptères abondent. On trouve parmi eux les premiers éphémères, les premières libellules et surtout les membres de groupes disparus, comme les Palaeodictyoptères, les Mégasécoptères et les Archodonates, Insectes pourvus de pièces buccales piqueuses différant de celles des Hémiptéroïdes par la présence de palpes maxillaires. Durant cette époque les Néoptères, qui, en dépit de leur nom, ne descendent pas de Paléoptères, abondent aussi; hormis les premiers représentants des blattes et des Homoptères, ils appartiennent à des ordres maintenant disparus : Protélythroptères, Paraplécoptères, Protoorthoptères, etc.

C'est au Permien que plusieurs ordres d'Holométaboles commencent à se développer, notamment les Coléoptères et surtout les Mécoptères, dont quelques espèces avaient déjà fait leur apparition au Carbonifère. Peu nombreux aujourd'hui, les Mécoptères n'en présentent pas moins un grand intérêt systématique prouvé par la morphologie comparée et la paléontologie. En effet, ils sont certainement très proches des formes ancestrales ayant donné naissance à un ensemble d'ordres d'Holométaboles appelé « groupe mécoptéroïde », les Trichoptères, les Lépidoptères, les Diptères, et les Aphaniptères. Les Névroptères dérivent peut-être aussi de Mécoptères primitifs, mais la parenté que certains leur attribuent, d'une part avec les Coléoptères et d'autre part avec les Hyménoptères, dont les origines restent obscures, ne repose sur aucune base solide.

Dans la faune entomologique du Trias, relativement mal connue, apparaissent des ordres nouveaux, les Hémiptères qui descendent sans aucun doute d'Homoptères, et les Diptères; en revanche à cette époque, la plupart des ordres « fossiles » ne sont plus représentés.

Au Jurassique, tandis que les Coléoptères et les Diptères connaissent un grand développement, on trouve les premiers Hyménoptères et beaucoup de Paléontinidés, curieux Homoptères si semblables à des papillons qu'on les a longtemps classés dans les Lépidoptères. A en juger par leurs fossiles connus, les véritables Lépidoptères seraient apparus après tous les autres ordres actuels, au début du Tertiaire seulement.

Au Crétacé, excepté les Lépidoptères, tous les grands groupes et beaucoup des familles d'Insectes existant aujourd'hui sont déjà représentés; cependant les formations de cette époque n'ont fourni jusqu'à présent que peu de gisements entomologiques.

Quant aux Insectes de l'ère tertiaire, très abondants et extraordinairement bien conservés dans l' « ambre » lorsqu'ils habitaient les forêts de résineux, ils sont si proches des formes actuelles qu'ils appartiennent souvent aux mêmes genres qu'elles. C'est pourquoi leur étude n'apporte plus guère que des renseignements de détail sur leur évolution, qui fut apparemment beaucoup plus lente que celle qui se produisit chez les Mammifères à la même époque; elle reste néanmoins très fructueuse, notamment pour la biogéographie.

Sous-classe des Collembola

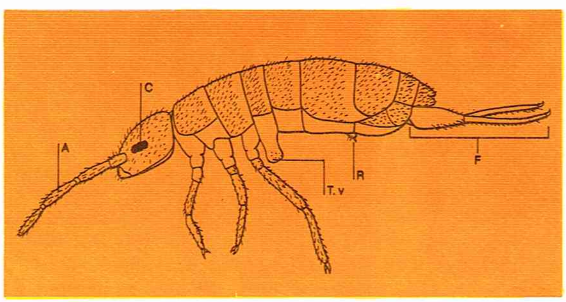
Cette sous-classe comprend un seul ordre, celui des Collemboles, qui sont des Insectes Aptérygotes possédant neuf segments postcéphaliques; leur taille varie de 1 à 10 mm. Leur origine est très contestée, mais nous pouvons affirmer, sans hésiter, que les Collemboles sont les Insectes les plus anciens que l'on connaisse *(Rhyniella praecursor)*, puisqu'on en trouve dans les couches

géologiques du Dévonien (ère primaire) ; cependant leur origine est sûrement encore plus lointaine. Près de deux mille espèces de Collemboles ont été décrites.

Chez les Collemboles il n'y a pas d'yeux composés mais seize cornéules, ou ommatidies, parfois moins, réparties de chaque côté de la tête. Les antennes ont de quatre à six articles, et sont, chez les mâles de certaines espèces, modifiées en « pinces ». En arrière de l'antenne, l'*organe de Tomosvary* ou organe postantennaire a un rôle encore inconnu ; il est parfois absent. La tête est prognathe ou hypognathe, avec des pièces buccales conformées pour la succion ou la trituration, situées dans une cavité de la capsule céphalique (type entognathe).

Les segments thoraciques ont une taille et une segmentation variables ; les caractères sont utilisés pour la classification supérieure des Collemboles. Quant aux tarses des pattes, ils ne sont pas segmentés.

L'abdomen est formé de six segments, qui comprennent divers organes. Le premier segment porte le tube ventral, à l'intérieur duquel se trouve une paire de sacs qui peuvent être retournés sous l'effet de la pression sanguine. Ce tube semble servir non seulement à coller l'Insecte sur des surfaces lisses, mais aussi à permettre l'absorption d'eau. Le troisième segment comprend le *rétinacle*, ou *tenaculum*, dispositif destiné à maintenir en place la furca portée par le quatrième segment abdominal. Cette furca, repliée au repos sous l'abdomen, peut se décrocher brusquement du rétinacle, et projeter violemment l'Insecte vers l'avant. Dans les deux sexes, l'orifice génital est situé sur le cinquième segment. C'est une fente horizontale chez la femelle, un trou circulaire ou une fente verticale chez les mâles. L'orifice anal est placé sur le sixième segment.



G. Hodebert

◀ *Schéma général d'un Collembole Arthropléone : A, antenne ; C, cornéules (« œil ») ; T.v, tube ventral ; R, rétinacle ; F, furca.*

Les Collemboles sont des Insectes à tégument mou présentant une ornementation cuticulaire très complexe et parfois même, chez les Tomocéridés, des écailles.

Les Collemboles ont une répartition mondiale et se trouvent dans les sols, dans les litières et sur les herbes ; ils ne manifestent pas d'adaptations particulières à ces milieux. Chez d'autres espèces, vivant dans le sol, la taille est souvent réduite, la dépigmentation est prononcée, le nombre de cornéules est réduit, les pattes et les antennes sont courtes et la furca est régressée ou absente. Chez les cavernicoles, la dépigmentation est totale. Certains Collemboles, comme *Sminthurus*, vivent à la surface des eaux ; on constate alors un élargissement des lamelles de la furca. De nombreuses espèces vivent également dans les épiphytes, dans les cadavres et les tombes, à l'intérieur des terriers et des nids, ou bien encore dans le guano. On en connaît des termitophiles ou myrmécophiles. Certains vivent même sur la neige.

Le régime alimentaire des Collemboles est varié, mais à prédominance végétale ; cependant, quelques espèces semblent être carnivores.

On connaît quelques cas de parthénogenèse facultative, notamment celui d'*Onychiurus hortensis*. Le plus souvent, la reproduction est sexuée, mais, fait important, il n'y a pas d'accouplement. Le mode de fécondation n'a été découvert qu'en 1952. Le mâle dépose sur le substrat un spermatophore contenant le sperme ; il est ensuite recueilli par la femelle. Le spermatophore est constitué d'une hampe, ou pédoncule, à l'extrémité de laquelle est fixée une goutelette de liquide spermatique. Le spermatophore mesure entre 300 et 800 μ, tandis que le diamètre de la gouttelette atteint 70 μ.

Au moindre choc la gouttelette éclate, et si à ce moment-là elle est en contact avec l'orifice génital femelle, la fécondation aura lieu. En règle générale, la femelle



C. Bevilacqua

◀ *Forme fossile de* **Libellula cymatophlebia** *datant du Jurassique supérieur.*

recueille les spermatophores. Chez *Podura aquatica*, le mâle dépose son spermatophore à la surface de l'eau, puis vient vers la femelle, et cherche à la pousser vers le spermatophore. Le dépôt de spermatophores est stimulé par la présence des femelles, et la prise se fait soit en présence, soit en dehors de la présence des mâles. Un mâle peut déposer jusqu'à soixante-dix spermatophores en une semaine. La ponte débute quelques jours après la fécondation ; les œufs sphériques de 0,10 à 0,30 mm de diamètre sont déposés en paquets ou isolément et sont soit libres, soit englués par un fluide anal mélangé à des excréments.

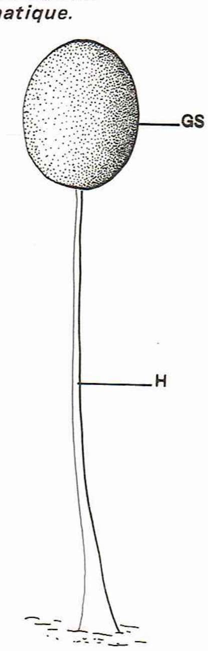
Dès le début du développement embryonnaire, l'œuf augmente beaucoup de taille, le chorion éclate, et une ornementation bien visible apparaît à la surface de la cuticule séreuse. La durée du développement embryonnaire varie avec la température : chez *Ceratophysella*, elle est de six jours à 27,5 °C, et de cent vingt jours à 0 °C.

Les Collemboles sont amétaboles ; le jeune ressemble à l'adulte, mais le temps nécessaire pour atteindre la maturité sexuelle dépend beaucoup des facteurs externes. Les mues continuent après la maturité sexuelle.

Les écomorphoses, découvertes par Cassagnau en 1955, consistent en un arrêt du développement, mais pas des mues. Ce phénomène est dû à des conditions externes difficiles, en particulier au froid. Les écomorphoses apparaissent en général chez les immatures à partir d'une certaine taille. L'écomorphose est un phénomène progressif ; la forme primitive donne par mue une forme secondaire, puis une forme tertiaire encore plus modifiée par rapport à la forme primitive. L'écomorphose s'accompagne de modifications morphologiques, comme la dégénérescence des pièces buccales, des appendices, des ommatidies et l'apparition de « néoformations hypertéliques » telles que des cornes, des épines ou des tubercules. L'anatomie également est modifiée ; il y a dégénérescence du tube digestif et hypertrophie du corps gras. L'Animal s'enfonce dans le sol. Lors de la rupture de l'écomorphose, le retour à la forme primitive s'effectuera, soit en repassant par les stades intermédiaires, soit directement.

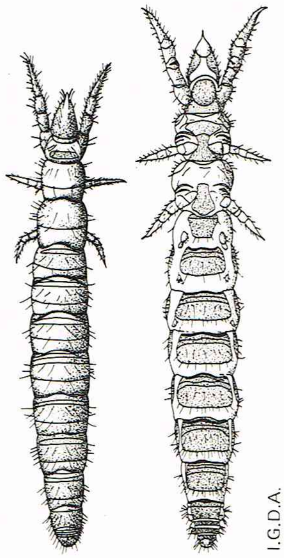


D. Giussani



G. Hodebert

▼ *A gauche, un Collembole du genre* **Orchesella**, *très fréquent dans les sols, les litières, et sur les herbes ; à droite, représentation d'un spermatophore de Collembole ; H, hampe ; GS, gouttelette spermatique.*



I.G.D.A.

▲ *A gauche, un Protoure adulte, en vue dorsale et en vue ventrale* (Acerentomon doderoi) ; *au milieu, un Diploure du genre* Campodea ; *à droite, un Collembole Symphypléone.*



I. Bucciarelli



G.S. Giacomelli

Un comportement de construction a été observé chez certains Collemboles élevés en laboratoire. L'Animal utilise ses matières fécales pour former des boulettes, qui sont ensuite assemblées en une sorte de toit ou de réseau. On constate, corrélativement à ce comportement, l'apparition de phénomènes comparables à ceux que l'on observe dans les écomorphoses, mais moins prononcés.

Les Grégarines et les Nématodes sont bien connus comme endoparasites des Collemboles. Les Myriapodes, les Araignées, les Pseudo-scorpions, les Coléoptères du sol (Staphylinidés et Carabidés), et les Diptères Empididés, sont des prédateurs des Collemboles ; les plus actifs semblent être les Acariens.

▶ *Page ci-contre, en bas : aspect typique d'un Thysanoure,* Lepisma saccharina.

La sous-classe des Collembola comprend un seul ordre, celui des Collemboles, divisé à son tour en deux sous-ordres : les Arthropléones, qui ont le corps allongé et une segmentation nette, et les Symphypléones, qui ont le corps globuleux et une segmentation effacée.

Chez les *Arthropléones*, la section des Poduromorphes comprend quatre familles, les Poduridés, les Onychiuridés, les Hypogastruridés et les Néanuridés, dont le *pronotum* est bien visible en vue dorsale. La section des Entomobryomorphes est composée de trois espèces, dont le pronotum est caché ou peu net.

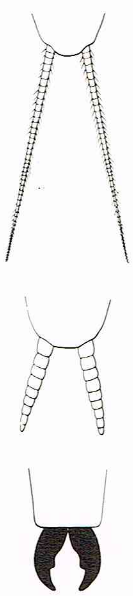
Dans le sous-ordre des *Symphypléones*, on ne compte que trois familles, les Neelidés, dont le thorax est plus développé que l'abdomen, et les Dicyrtomidés et Sminthuridés, qui présentent le caractère inverse.

Sous-classe des Proturata

La sous-classe des Proturata est composée d'un seul ordre : celui des Protoures. Ce sont des Insectes Aptérygotes de petite taille, mesurant au maximum 2 mm, et dépigmentés. Leur trait caractéristique est l'absence d'yeux, et surtout d'antennes. La capsule céphalique enferme les pièces buccales (type entognathe) et porte une paire de *pseudo-oculi* qui pourraient être des rudiments d'antennes et seraient des récepteurs sensibles à l'humidité. Les segments thoraciques sont peu développés, et portent chacun une paire de pattes composées de cinq articles. L'abdomen de l'adulte comprend douze segments, mais le jeune naît avec seulement neuf segments (le développement est anamorphe). Il n'y a pas de cerques, chaque segment porte deux stylets, composés de un ou deux articles et terminés par une vésicule exertile. On connaît assez peu de chose sur la biologie des Protoures. Ils vivent dans des milieux très humides, comme les sols, les litières de feuilles et quelquefois sous les pierres. Les sexes sont séparés. Il n'y aurait qu'une génération par an et il semblerait que les œufs soient pondus au printemps. Les adultes hivernent.

La sous-classe des Proturata comprend un seul ordre, celui des Protoures, qui est divisé en trois familles : les Éosentomidés, les Protoentomidés et les Acérentomidés. La classification repose sur la présence de trachées et de stigmates thoraciques. On connaît environ cent soixante-dix espèces de Protoures, réparties dans le monde entier.

▼ *A gauche, principaux types morphologiques des cerques de Diploures ; au milieu, un Thysanoure du genre* Machilis ; *à droite, un autre Thysanoure commun dans nos maisons,* Thermobia domestica.

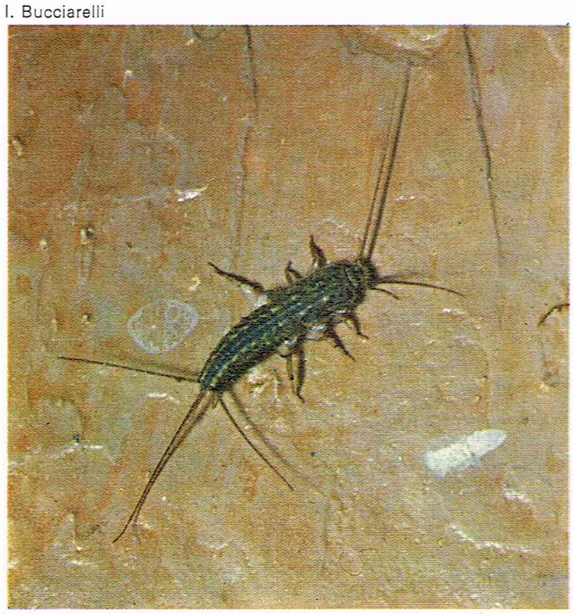


G. Hodebert

I. Bucciarelli



I. Bucciarelli



Sous-classe des Diplurata

Les Diploures, qui constituent l'unique ordre de cette sous-classe, sont des Insectes Aptérygotes aveugles, dont la taille varie de 5 mm à 50 mm. Le corps, étroit et allongé, est généralement dépigmenté.

La tête est prognathe. Les segments thoraciques sont peu développés, et portent des pattes courtes à cinq segments. L'abdomen est composé de dix segments, les segments deux à sept portant des vésicules exertiles et des petits styles latéraux. Quelques familles possèdent un organe glandulaire sur le sternite du premier segment. Le gonopore des deux sexes débouche dans une poche située derrière le huitième segment. Il n'y a généralement pas d'armature génitale chez les mâles. L'anus est terminal. Les cerques très variables peuvent être groupés en trois grandes catégories : les cerques fins et longs composés de nombreux articles, qui ressemblent assez à des antennes, les cerques annelés plus courts contenant le canal d'une glande à soie et les cerques transformés en forceps (pinces).

Les Diploures sont des Insectes hygrophiles, qui vivent dans les sols et sous les pierres. Il semble que leur régime alimentaire soit composé de matière végétale ; cependant, les Japyjidés sont carnivores et capturent leurs proies avec leurs forceps.

La fécondation se fait comme chez les Collemboles, par un spermatophore à pédoncule fixé sur le substrat. Il semble que les soins maternels existent dans quelques cas.

Le développement postembryonnaire, du type amétabole, est caractérisé par l'accroissement du nombre des articles antennaires, et, dans quelques groupes, par des modifications des cerques. Le développement est très lent, et continue après la maturité sexuelle. Il peut se produire jusqu'à trente mues.

Les Diploures sont représentés à l'échelle mondiale par environ six cents espèces. On distingue quatre familles, d'importance très inégale : les Japygidés, à cerques transformés en forceps, les Campodéidés, à cerques longs dépourvus de canal de glande à soie mais avec une vésicule exertile peu développée, les Projapidés, qui se distinguent par une vésicule exertile bien développée, et les Procampodéidés, dépourvus de style et de vésicule exertile.

Sous-classe des Thysanurata

Les Thysanurata sont des Aptérygotes Ectognathes appelés couramment « poissons d'argent ». Les plus anciens fossiles connus ne remontent qu'au Trias récent ; on en a trouvé aussi dans l'ambre de la Baltique (Oligocène), mais leur origine est probablement plus lointaine.

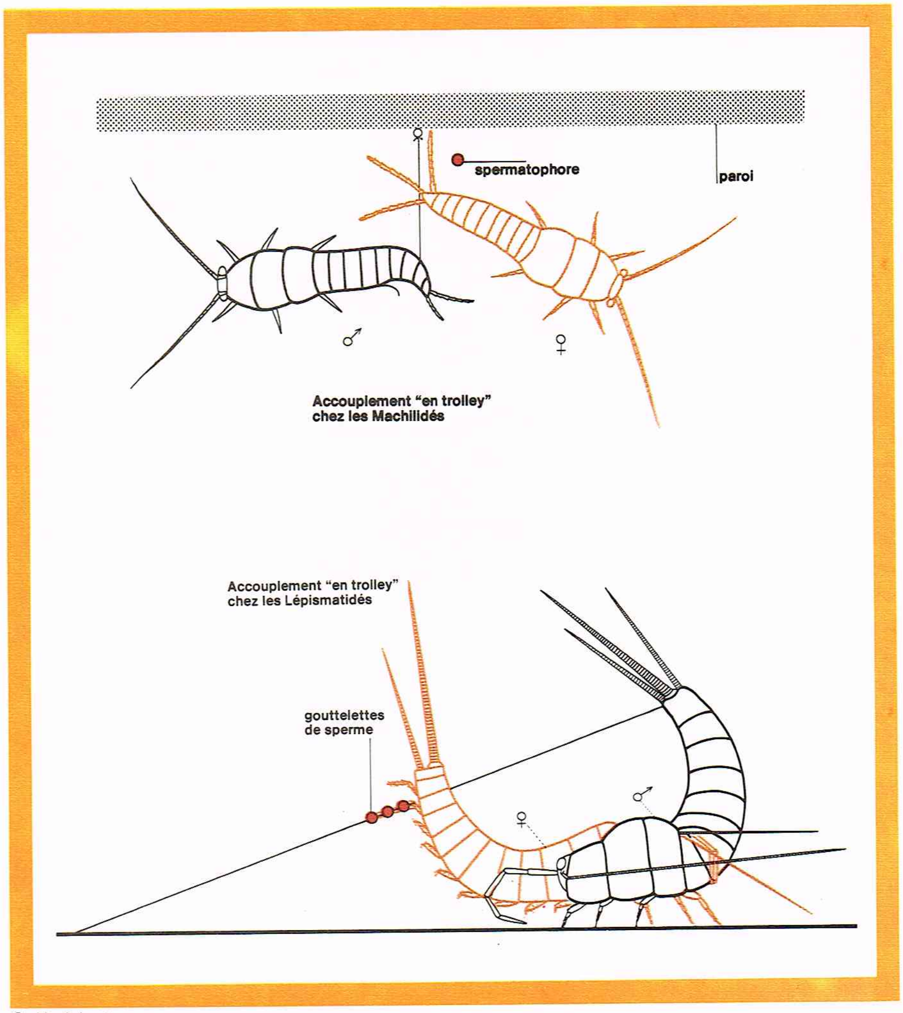
Les Thysanurata se présentent sous la forme d'Insectes plus ou moins aplatis, de taille variable (de quelques millimètres à 2 centimètres). Le tégument est peu sclérifié, et peut être ou non recouvert d'écailles. La tête est prognathe, et porte des yeux composés, plus ou moins importants, ainsi que des ocelles, sauf chez les Lépismatidés. L'appareil buccal est de type masticateur.

Le thorax ne présente pas de caractères particuliers. Les pattes possèdent des tarses comprenant de deux à cinq articles. L'abdomen se compose de onze segments, le dernier étant allongé en un appendice qui ressemble à un cerque. Les segments abdominaux portent, en outre, des styles (segments deux à neuf) et quelquefois des vésicules exertiles (segments deux à sept).

Les Thysanoures vivent un peu partout, notamment sous les pierres, sous les écorces ; certains sont cavernicoles ou endogés, d'autres vivent en inquilins dans les nids de termites ou de fourmis. Le régime alimentaire est très varié, et certaines espèces, comme *Lepisma saccharina* et *Termobia domestica*, peuvent quelquefois devenir nuisibles dans les maisons.

La reproduction est généralement sexuée, mais on connaît quelques cas de parthénogenèses *(Nicoletia)*. Il peut y avoir un accouplement ou, comme chez les autres Aptérygotes, un transfert indirect de spermatozoïdes par un spermatophore déposé par le mâle sur le substrat.

Chez les *Machilis*, il y a une parade sexuelle active. Quand un mâle a trouvé une femelle, il effectue autour d'elle une sorte de danse. Si elle est réceptive, elle s'immobilise, et relève l'extrémité de son abdomen ; le mâle se place alors contre la femelle, abaisse l'extrémité de son abdomen sur le sol, et sécrète un fil de soie par son « pénis ». C'est le long de ce fil, tendu par le mâle du sol à l'abdomen de la femelle, que glissent quelques gouttes de sperme. Le mâle continue de bousculer la femelle jusqu'à ce qu'elle ait ses filaments terminaux de part et d'autre du fil, puis il abaisse son abdomen et les gouttelettes de sperme viennent en contact avec la femelle.



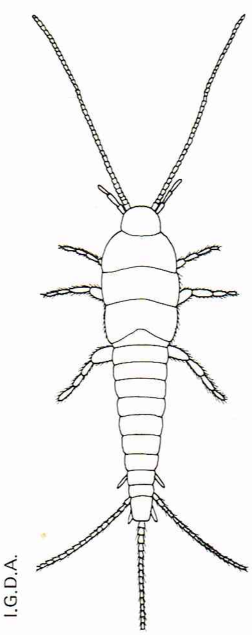
G. Hodebert

▲ ***Accouplements « en trolley » chez les Thysanoures : en haut, chez les Machilidés, la femelle recueille les gouttelettes spermatiques sur le fil de soie tendu par le mâle ; en bas, guidée par le fil de soie posé par le mâle, la femelle va rencontrer le spermatophore posé sur le sol.***

Chez les Lépismatidés, le comportement est semblable à celui que nous venons de décrire, mais le spermatophore est déposé sur le substrat. Le mâle tisse un fil de soie qui diminue l'amplitude des mouvements de la femelle. Au moment où elle touche le fil de soie, un réflexe provoque l'abaissement de son abdomen, qui vient alors en contact avec le spermatophore. De tels « accouplements » sont dits « en trolley ». Les femelles de Lépismatidés pondent une série d'œufs après chaque mue. La croissance est très lente, et les mues continuent après la maturité sexuelle. Il peut, de ce fait, y avoir jusqu'à quarante et même soixante-dix mues. La maturité sexuelle est atteinte en deux ou trois mois, et la durée de vie est très longue (jusqu'à quatre ans).

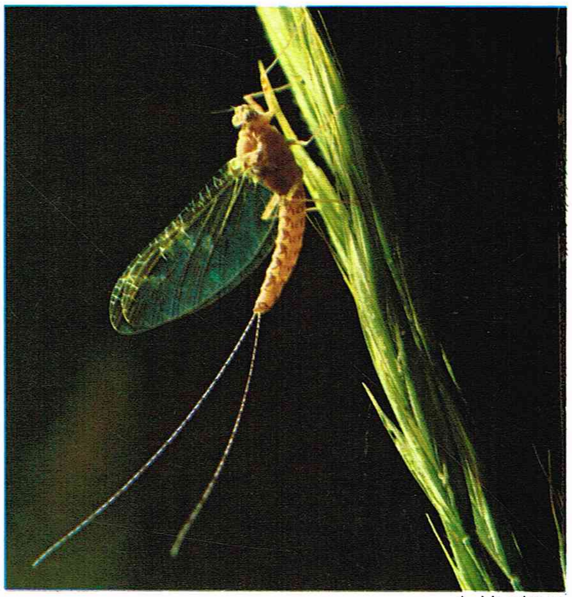
Les Grégarines sont très nombreuses dans le tube digestif des Thysanoures. Les prédateurs principaux sont les Araignées et les Coléoptères Staphylinidés et Carabidés. Les Mengéidés (Strepsiptères primitifs) sont parasites des Lépismatidés.

La systématique de cette sous-classe n'est pas encore définitivement établie ; néanmoins, on peut considérer qu'elle comprend deux ordres : les *Archéognathes*, composés de deux familles, les Meinertellidés et les Machilidés, et les Thysanoures *sensu stricto* (anciennement, les Zygyntomes), comprenant cinq familles, les Lépidotrichidés, les Nicoletiidés, les Ateluridés, les Lépismatidés, et les Maindronidés. Sept cents espèces environ sont connues, leur répartition est mondiale.



I.G.D.A.

▶ *Un Éphémère dont les ailes ne se replient pas au repos au-dessus du corps.*



A. Margiocco

Sous-classe des Pterygota

Beaucoup plus riche en représentants que toutes les autres réunies, cette sous-classe se divise, principalement d'après le mode d'articulation des ailes, en deux sections : les Paléoptères, incapables d'allonger leurs ailes au repos sur l'abdomen, et les Néoptères, qui peuvent le faire.

• Section des Paléoptères

Les ordres composant cette section ne sont plus que deux parmi les Insectes représentés actuellement : Éphéméroptères et Odonatoptères. Il s'y ajoutait à la fin de l'ère primaire et au début de l'ère secondaire bien d'autres ordres aujourd'hui éteints.

Ordre des Éphéméroptères

Les Éphéméroptères sont des Insectes primitifs à métamorphose incomplète (Hémimétaboles). Ils sont de taille moyenne et mènent une vie aérienne fort brève. Toutes les larves sont aquatiques.

La tête a une forme triangulaire. Les yeux sont particulièrement volumineux et peuvent occuper la plus grande partie de la tête. Chez le mâle, les yeux en « turban » sont divisés en deux parties : l'une, dorsale, de coloration foncée, présente de grandes facettes, l'autre, ventrale, plus claire, est munie de facettes plus petites ; la séparation entre ces deux zones est alors très bien marquée, mais chez la femelle elle n'est pas nette. Cette différence de structure des deux parties de l'œil composé de l'Animal correspond à une différence dans la vision, qui s'effectue par superposition pour la partie supérieure et par opposition pour la partie inférieure. Entre les yeux, on trouve toujours trois ocelles. Les antennes sont filiformes et plus petites que la tête. Les pièces buccales réduites, asymétriques, peu chitinisées, à musculature peu importante, ne sont pas fonctionnelles ; l'imago ne peut s'alimenter.

Le thorax est bien développé dans sa partie méso- et métathoracique, qui porte des ailes membraneuses, très inégales, hyalines ou tachetées ; les ailes antérieures sont plus développées que les postérieures, qui peuvent même disparaître complètement chez *Cleon dipterum*. Au repos les ailes sont maintenues jointives verticalement (type Paléoptère). Les pattes sont fines et inégales ; les pattes antérieures, plus longues, surtout chez le mâle, servent pour l'accouplement. Les pattes méso- et métathoraciques sont plus réduites et peuvent même être très atrophiées et non fonctionnelles. Les tarses sont munis de quatre ou cinq articles.

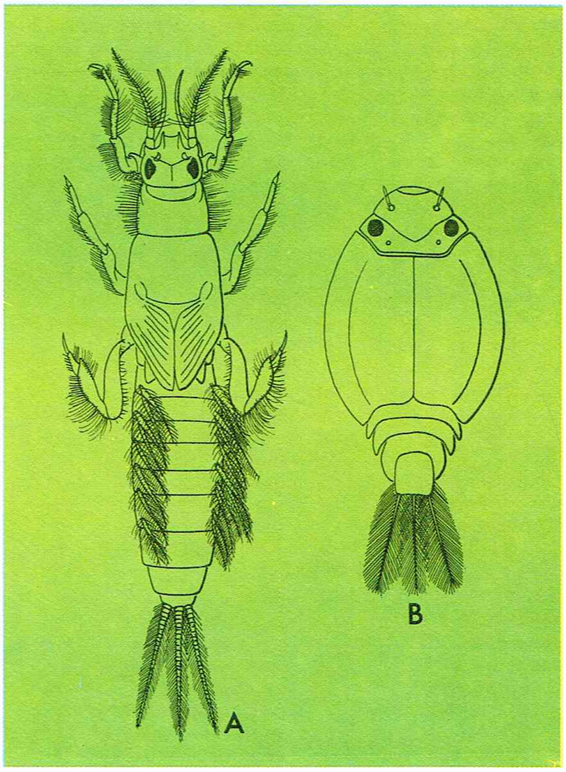
L'abdomen, allongé, est constitué de onze segments, le dernier étant vestigial et complètement fusionné avec le dixième. L'épiprocte, partie dorsale du onzième segment abdominal, est prolongé par un filament plus ou moins long, le *télofilum*. Les paraproctes, vestiges latéraux du onzième segment abdominal, portent deux longs filaments pluriarticulés, les cerques. Les genitalia des mâles sont constitués par deux appendices filiformes, les styles, qui enserrent l'abdomen de la femelle pendant la copulation, et par le pénis, situé entre ceux-ci et formé de deux tubes terminés par les gonopores. Ces genitalia partent des neuvième et dixième segments abdominaux ; ils sont très utilisés pour la séparation des différentes espèces. L'appareil génital de la femelle est original, puisque les oviductes s'ouvrent séparément par une paire de gonopores entre les septième et huitième sternites.

Le tube digestif, non fonctionnel, tapissé d'un épithélium ayant perdu ses capacités digestives, est entouré de puissants muscles et forme une vésicule, ou vessie aérostatique, qui, remplie d'air, allège le corps de l'Animal. C'est l'entrée et la sortie de l'air dans l'intestin qui donnent au vol de l'Insecte cette allure dansante, si particulière. Au tube digestif est associé un nombre élevé de tubes de Malpighi (jusqu'à cent).

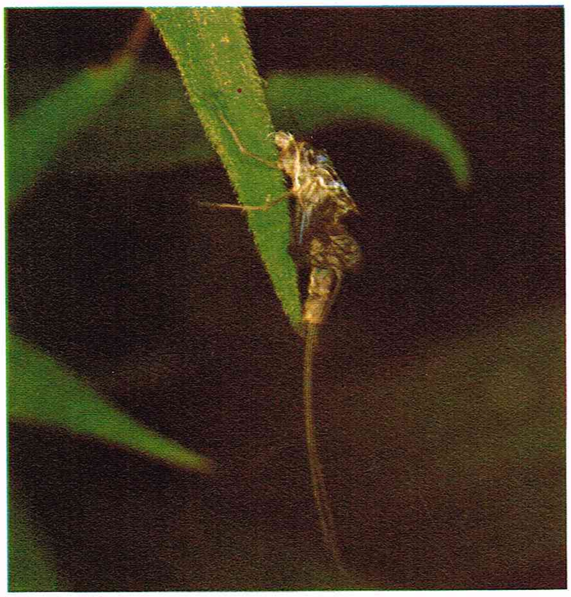
Les organes génitaux internes sont très primitifs et complètement séparés. Ils sont privés de glandes accessoires. Le mâle a deux testicules, prolongés par deux canaux déférents et deux canaux éjaculateurs. La femelle possède deux ovaires, composés d'un grand nombre d'ovarioles panoïstiques communiquant avec l'extérieur par deux oviductes séparés.

Les œufs, pondus en grand nombre (jusqu'à quatre mille), sont petits et de forme variée, le chorion présente une microsculpture différente suivant les espèces. Les œufs peuvent être munis de filaments qui les maintiennent jointifs ou qui servent de système d'ancrage sur les plantes aquatiques. Le développement embryonnaire est très variable suivant les espèces, les réserves vitellines et les conditions climatiques. Il dure de une semaine à plusieurs mois. De l'œuf sort une petite larve très fragile, aux téguments transparents, qui grandira par mues successives. La larve diffère de l'adulte par la présence de pièces buccales bien développées, d'un tube digestif fonctionnel et d'expansions abdominales latérales, les branchies. L'appareil buccal est du type broyeur. Le thorax porte les *ptérothèques* (Exoptérygotes). Les pattes sont terminées par un tarse à un seul article muni d'une seule griffe. L'abdomen, qui est formé de dix segments, les sept premiers portant des trachéobranchies lamelleuses, est terminé par trois soies caudales. Les larves sont toutes dulçaquicoles. On peut distinguer cinq formes larvaires, qui correspondent à des différences éco-éthologiques.

G. Hodebert



▶ *Deux types de larves d'Éphéméroptères : A, type fouisseur,* **Ephemera varia** *; B, type cryptobranche,* **Prosopistoma foliaceum.** *Toutes les larves d'Éphémères sont dulçaquicoles.*



I. Bucciarelli



I. Bucciarelli

◀ *A gauche, exuvie de subimago d'Éphéméroptère ; à droite, larve d'un Éphéméroptère de l'espèce* **Ecdyonurus helveticus.**

Les larves nageuses présentent des appendices abdominaux munis de longues soies. Elles fréquentent les eaux stagnantes ou à faible courant.

Les larves rampantes sont dépourvues de soies sur les appendices abdominaux. Elles vivent dans la vase.

Les larves fouisseuses sont de forme cylindrique ; leurs mandibules et les pattes antérieures sont transformées en un organe fouisseur. Elles creusent des terriers pour y vivre dans le fond ou dans les berges.

Les larves plates, pétricoles, vivent dans les eaux rapides où elles s'accrochent aux pierres (espèces rhéophiles).

Les larves à bouclier possèdent un thorax, très développé vers l'arrière, qui cache les branchies ; elles vivent dans les eaux très rapides et s'accrochent également aux pierres.

La durée de la vie larvaire est très variable suivant les espèces ; la plupart ont un cycle annuel, mais certaines espèces peuvent engendrer deux générations par an, alors que d'autres larves peuvent vivre trois ans. Le régime alimentaire des larves est principalement phytophage et détritiphage. Elles peuvent aussi se nourrir de Diatomées. Seules quelques espèces tropicales sont carnivores. L'alimentation larvaire revêt une grande importance ; en effet, l'imago étant incapable de se nourrir, c'est chez les larves que sont accumulées les réserves vitellines. Du fait de la brièveté de la vie imaginale, les œufs sont pratiquement mûrs à la fin de la vie nymphale.

La larve, arrivée au terme de son développement, sort de l'eau pour se métamorphoser. La cuticule larvaire se fend sur le thorax le long de la suture ecdysiale pour laisser sortir un Animal en tout point identique à l'adulte, le *subimago*, qui devra effectuer une nouvelle mue pour donner naissance à l'imago. Chez certaines espèces, la larve mue très rapidement à la surface de l'eau pour donner naissance au subimago. Cela se produit en fin d'après-midi ou en début de soirée, quand les conditions atmosphériques sont favorables, après une chaude journée un peu orageuse. Il arrive que des milliers de larves muent en même temps, occasionnant ainsi de très grands rassemblements de subimagos ou d'imagos sur les berges des fleuves, et formant parfois un tapis d'Insectes de plusieurs centimètres d'épaisseur. C'est la « manne » des pêcheurs. Avant la guerre, dans certaines régions, on pouvait récolter jusqu'à 100 tonnes de cette « manne » qui servait d'engrais.

La durée de vie imaginale est brève. La période d'activité liée à la reproduction est limitée aux heures les moins chaudes de la journée, le matin, la fin de l'après-midi, le crépuscule et même quelquefois la nuit. L'accouplement a lieu en plein vol, après des danses nuptiales. Les mâles, qui peuvent être rassemblés en grand nombre, effectuent des danses verticales, s'élevant d'autant plus rapidement qu'ils sont allégés par l'air remplissant leur tube digestif. Ils redescendent aussi vite, et, arrivés près du sol ou de l'eau, recommencent une nouvelle ascension. Ils effectuent ainsi, pendant des heures, des séries de montées et de descentes. Le mâle, approchant la femelle par l'arrière et par-dessous, la saisit au niveau du thorax par ses pattes antérieures allongées, la maintient au niveau de l'abdomen par ses gonopodes, en l'enserrant au niveau des huitième et neuvième segments abdominaux. L'accouplement, très bref, ne dure que le temps de la descente vers le sol. En arrivant à terre, le couple se sépare. Chez certaines espèces, le mâle approche la femelle par-dessus.

La ponte suit presque immédiatement la copulation. Les femelles gagnent alors l'eau pour y déposer leurs œufs. Suivant les espèces, la ponte peut s'effectuer selon trois modes ; dans certains cas, les œufs sont pondus ensemble, rassemblés en deux grosses masses qui pendent à l'extrémité de l'abdomen ; dans d'autres cas, ils sont pondus un par un ou par petits paquets, la femelle effectuant au-dessus de l'eau des montées et des descentes, et déposant les œufs quand elle touche la surface de son extrémité abdominale ; ou bien encore, dans d'autres cas, la femelle pénètre sous l'eau et accroche ses œufs aux plantes aquatiques.

Bien que l'oviparité soit la règle générale chez les Éphémères, certains, tel *Cleon dipterum*, sont ovovivipares. Ainsi, chez cette espèce, la femelle, une fois fécondée, ne gagne pas l'eau pour y pondre, mais cherche un endroit abrité où elle ne sera pas dérangée durant la période de développement embryonnaire, qui durera de deux à trois semaines ; lorsque ce développement est achevé, la ponte s'effectue et les œufs éclosent au contact de l'eau.

Les Éphémères sont la proie des Poissons, lors de la mue imaginale quand celle-ci s'effectue à la surface de l'eau, lorsqu'ils viennent pondre, et également lorsqu'ils sont à l'état de larves. Ils sont aussi la proie des Oiseaux, surtout des hirondelles, ainsi que des Odonates.

L'ordre des Éphéméroptères a été divisé, suivant les travaux d'Eaton, en quatre sous-ordres, ou super-familles. Cependant, à l'heure actuelle, la tendance est à la séparation en trois familles, les Éphémeridés, les Heptagéniidés, et les Baétidés. Cette classification est fondée sur la nervation alaire et le nombre d'articles aux tarses des pattes postérieures.

Ordre des Odonatoptères

Les Odonates, ou libellules, sont des Insectes fort anciens puisque leurs ancêtres, très peu différents des formes actuelles, étaient déjà présents au Carbonifère, et pouvaient atteindre de très grandes tailles, tel *Meganeura monyi*, dont l'envergure était de 70 cm. Actuellement, les Odonates sont de taille plus modeste, bien que certains figurent parmi les plus grands de nos Insectes. Ce sont des Insectes paurométaboles, c'est-à-dire des hémimétaboles dont l'imago mène une vie fort différente de



J. Legrand

▲ **Ceriagrion tenellum** *mâle (Zygoptère Cœnagriidé). Au repos, les ailes de nombreux Zygoptères sont jointives au-dessus du corps.*

▼ **Orthetrum sp.** *(Anisoptère Libellulidé) dans la position caractéristique d'un mâle territorial, ailes étalées dirigées vers le bas.*



J. Legrand

celle de sa larve. En effet, si la larve est aquatique et présente une respiration branchiale, l'adulte mène une vie aérienne et sa respiration est trachéenne.

La tête de l'imago est très développée grâce surtout à l'hyperdéveloppement des yeux, qui peuvent, dans certains cas, en occuper la plus grande partie. Le nombre d'ommatidies peut atteindre trente mille chez certains Anisoptères. Aux yeux composés sont toujours associés trois ocelles, situés sur le vertex. Les pièces buccales, cachées ventralement par le labium, sont du type broyeur, avec des mandibules très développées et munies de « dents ». La tête est très mobile grâce à un cou très grêle qui la relie au prothorax peu important et souvent caché par la tête. Le ptérothorax, ou synthorax, résulte de la fusion des méso- et métathorax en une seule masse, dont le grand volume est dû à de puissants muscles alaires et à d'importants sacs aériens. Le ptérothorax est oblique, rejetant les ailes vers l'arrière, alors que les pattes, n'ayant plus de fonction locomotrice, sont déjetées en avant. Les ailes sont bien développées, membraneuses, colorées ou non, égales chez les Zygoptères (homonomes et homoneures) et inégales chez les Anisoptères (hétéronomes et hétéroneures). Au repos, elles sont étalées perpendiculairement au corps, ou bien jointives au-dessus du corps, mais jamais repliées en toit au-dessus de l'abdomen (Paléoptères). Les nervures longitudinales, nombreuses, sont reliées entre elles par un grand nombre de nervures transverses délimitant une grande quantité de cellules.

L'abdomen, en général long et fin ou même très long chez certains Zygoptères d'Amérique du Sud, est formé de dix segments et des vestiges d'un onzième chez le mâle, la partie terminale de l'abdomen présente une pince formée par deux cercoïdes et une lame supra-anale; son rôle est très important dans l'accouplement, puisque c'est grâce à elle que le mâle saisit la femelle au niveau du prothorax.

L'orifice reproducteur de la femelle, situé entre les huitième et neuvième segments, peut être muni ou non d'un ovipositeur constitué de trois paires de gonapophyses, ou valves, la première ayant pour origine le huitième segment et les deux autres le neuvième. Son anatomie interne n'offre pas de grande particularité.

L'appareil reproducteur des mâles des libellules est une des particularités les plus étonnantes du règne animal. En effet, alors que le bras hectocotyle des Cépha-

lopodes, aussi extraordinaire soit-il, ne représente que la spécialisation d'un appendice existant pour une fonction déterminée, dans le cas de l'appareil copulateur des Odonates, on ne trouve aucune homologie avec un organe préexistant. Le « pénis » est totalement néoformé à partir d'ébauches apparues au niveau des deuxième et troisième sternites abdominaux chez la larve de l'antépénultième stade. Ce n'est que plus tardivement, au cours du dernier stade larvaire et de la métamorphose; et à la suite d'importants mouvements morphogénétiques affectant l'épiderme sternal, qu'il prendra sa structure définitive. L'appareil génital, logé dans une dépression du deuxième sternite, la fossette génitale, est composé, en plus du « pénis » et de la vésicule spermatique servant au stockage et au transfert du sperme, d'un certain nombre de pièces qui guident et maintiennent l'ovipositeur de la femelle pendant la copulation. Fait important, il n'y a pas de liaison anatomique interne ou externe entre les voies génitales proprement dites et l'organe copulateur, ce qui nécessite qu'avant l'accouplement le mâle transfère le sperme du pore génital au « pénis » en amenant le pore génital au niveau du deuxième segment abdominal.

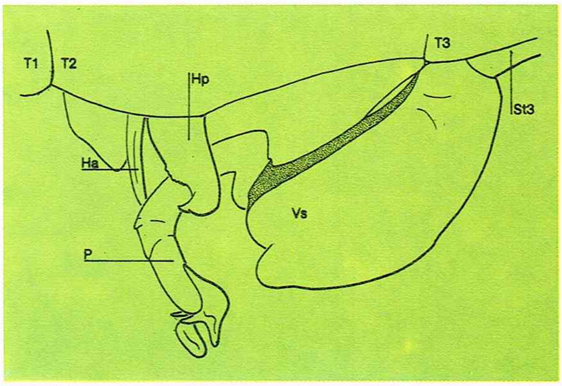
Les œufs de libellules peuvent soit éclore une quinzaine de jours après la ponte, soit passer l'hiver. Au contact de l'eau la jeune larve, ou prolarve, issue de l'œuf effectue immédiatement une mue et donne naissance à une larve vraie, ou larve primaire, de même taille. Le développement postembryonnaire se poursuit après un très grand nombre de mues, pouvant aller jusqu'à treize chez *Aeschna cynea*. Sa durée varie de deux à trois mois à plusieurs années, chez certains grands Anisoptères comme *Anax imperator*, avec diapauses hivernales.

La larve mène une vie aquatique. Sa tête, moins développée que chez l'adulte, est aplatie dorso-ventralement et prognathe; les pièces buccales sont du type broyeur. Le labium, très particulier, est modifié en un organe préhensile, dont les palpes sont armés de forts crochets. Il est actionné à la fois grâce à de puissants muscles et à une augmentation de la pression sanguine dans la partie antérieure du corps; au repos, il est replié sous la tête. Le tube digestif est très particulier; sa partie distale, ou proctodeum, est très renflée chez les larves d'Anisoptères. Le proctodeum sert au transit des fèces, à la locomotion et à la respiration, qui sont assurées par le passage de l'eau dans le rectum, ou corbeille branchiale; cette dernière est tapissée de très nombreux replis, les branchies, et séparée de l'intestin moyen par un puissant sphincter. L'aspiration de l'eau et son refoulement s'effectuent grâce à de puissants muscles abdominaux. Chez les Zygoptères, la respiration est également assurée, en partie par la corbeille branchiale, beaucoup plus réduite, mais aussi par des expansions foliacées de l'extrémité abdominale, les branchies caudales, qui servent également à la locomotion; ces dernières sont absentes chez la larve des Anisoptères.

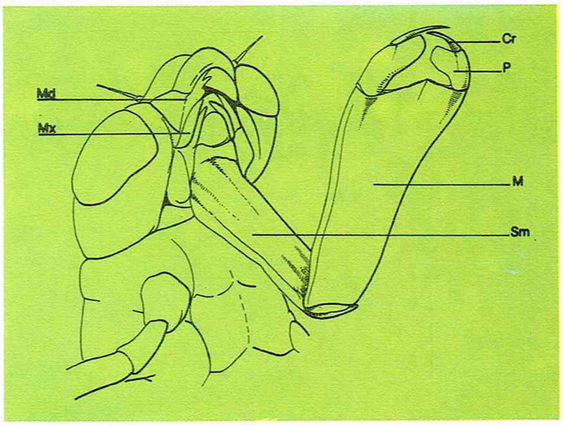
En plus de la marche, deux types de locomotion sont en usage chez les larves d'Odonates : les Zygoptères nagent donc à la godille grâce à leurs branchies abdominales, et les Anisoptères se propulsent en chassant violemment de l'eau de leur rectum.

Les larves des Odonates sont toutes carnassières. Elles se nourrissent de petits Crustacés, de larves d'Insectes (Éphéméroptères, Diptères, etc.), de Gastéropodes, ou de Vertébrés de petite taille, comme des têtards et des alevins. La localisation des proies se fait soit à vue, chez les Æschnidés, soit par tactisme, chez *Calopteryx*. La larve s'approche le plus possible de la proie et projette son masque avec une très grande rapidité; la proie, maintenue grâce aux puissants crochets des palpes, est ramenée vers la bouche quand le masque reprend sa position initiale. Si la proie se débat trop, la larve des Æschnidés peut la tuer en la lacérant avec les pointes acérées de sa pyramide anale, qui constitue également une arme de combat contre ses congénères. Le cannibalisme n'est pas rare.

Arrivées au terme de leur développement, marqué par un arrêt de la prise de nourriture, les larves, prêtes à effectuer leur mue imaginale, sortent de l'eau. Cette sortie a lieu dans la soirée, à la tombée de la nuit ou dans la matinée. La larve grimpe alors sur les plantes et s'arrête à une certaine hauteur, qui varie suivant les espèces. Sur la tête et le thorax, le long des sutures ecdysiales, les téguments se fendent sous la poussée du futur imago



G. Hodebert

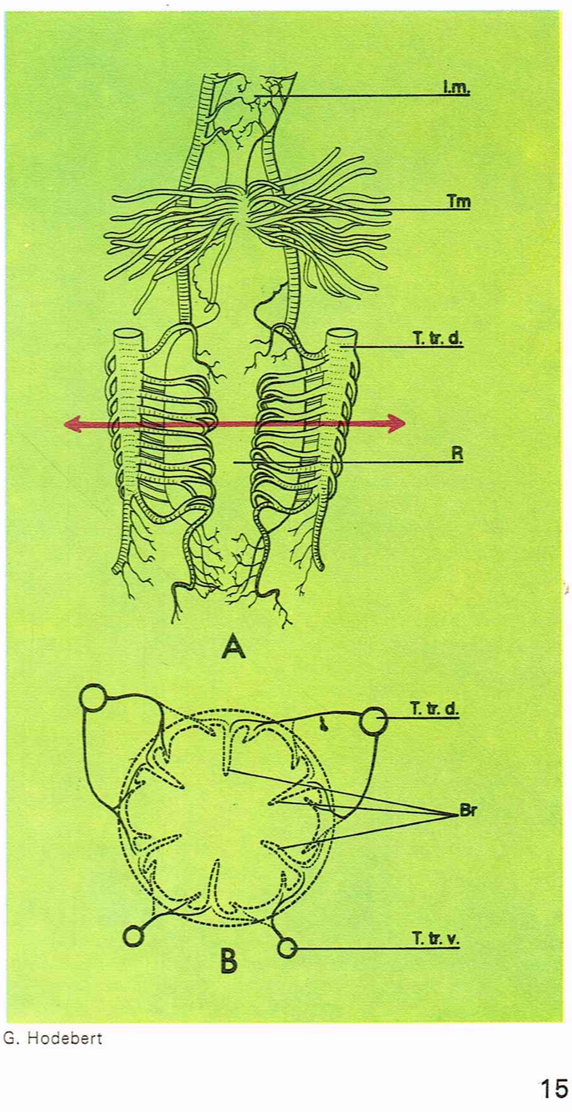


G. Hodebert



J. Legrand

▲ *A gauche, en haut, appareil copulateur d'un Anisoptère (chez tous les Odonates, il est situé au niveau des 2[e] et 3[e] segments abdominaux) : Ha, hamule antérieur; Hp, hamule postérieur; P, « pénis »; St3, sternite 3; T1, T2, T3, tergites 1, 2, 3; Vs, vésicule spermatique; à gauche, en bas, masque d'une larve d'Odonate Anisoptère Æschnidé; Cr, crochet du palpe; M, mentum; Md, mandibule; Mx, maxille; P, palpe; Sm, submentum; à droite, exuvie de* **Macromia sophia** *(Anisoptère Corduliidé). Les fils blancs sont les trachées larvaires qui muent en même temps que l'Animal.*



G. Hodebert

◀ *Corbeille branchiale d'une larve d'Odonate Anisoptère : A, vue dorsale; B, coupe transversale suivant la flèche; Br, branchies; I.m, intestin moyen; R, rectum; Tm, tubes de Malpighi; T. tr. d, tronc trachéen dorsal; T. tr. v, tronc trachéen ventral.*

lever du jour. Lorsqu'une femelle arrive dans un territoire occupé par un mâle, celui-ci vole immédiatement à sa rencontre, l'extrémité abdominale relevée. Si la femelle est consentante, elle suit dans son vol le mâle qui lui désigne en le survolant un lieu de ponte riche en plantes aquatiques. Après cette présentation, le mâle effectue un vol de parade, zigzaguant devant la femelle posée, puis atterrit sur celle-ci à l'apex des ailes, court le long de la nervure costale, et la saisit au niveau du prothorax grâce à ses pinces abdominales. Ensuite, s'effectue le transfert du sperme du pore génital à l'organe copulateur, le « pénis », puis les deux partenaires entrent en copulation qui dure environ une minute et demie. Après l'accouplement, la femelle se dirige seule vers le lieu de ponte pour y déposer ses œufs. Le mâle surveille la femelle pendant toute la durée de la ponte. Si d'autres femelles réceptives se présentent, il entrera en copulation après avoir suivi le même processus; ainsi, plusieurs femelles peuvent pondre dans le territoire d'un seul mâle. Chez d'autres espèces, les préliminaires de l'accouplement peuvent être réduits et même inexistants, par exemple, chez les Æschnidés. Il arrive aussi que l'accouplement s'effectue en plein vol et soit remarquablement bref, mais les positions respectives des partenaires mâle et femelle sont toujours identiques. L'oviposition est très variable suivant les espèces.

La ponte peut se faire, accompagnée (chez les Lestidés et les Cœnagriidés) ou non (chez les Caloptérygidés et beaucoup d'Anisoptères). La ponte peut être endophyte, à l'intérieur de plantes immergées pour *Calopteryx*, ou de plantes aériennes chez les Lestidés ou encore libre chez la plupart des Anisoptères.

Le seul moyen de locomotion des imagos est le vol. Dans l'ensemble, les Anisoptères sont d'excellents voiliers, alors que les Zygoptères le sont beaucoup moins. Les ailes sont actionnées directement par de puissants muscles méso- et métathoraciques qui s'insèrent à la base des ailes. Les ailes, n'étant pas couplées par un système d'accrochage, sont très indépendantes, ce qui permet à l'Insecte de voler vers l'avant et vers l'arrière, et d'effectuer de brusques changements de direction.

L'ordre des Odonates est subdivisé en deux sous-ordres, les Zygoptères, qui possèdent des ailes antérieures et postérieures égales, et les Anisoptères, qui ont des ailes antérieures et postérieures inégales.

Les *Zygoptères* sont en général des Insectes très graciles et présentent une tête transverse avec des yeux composés bien séparés. La faune de France compte diverses familles : les Caloptérygidés, les Lestidés, les Platycnémididés et les Cœnagriidés.

Les *Anisoptères* ont un abdomen en général plus épais; leur tête est très développée, globuleuse et les yeux se touchent dorsalement au moins en un point, sauf chez les Gomphidés. La faune française comprend six familles : les Cordulégastéridés, Æschnidés, Corduliidés, Macrodiplactidés, Libellulidés et Gomphidés.



I. Bucciarelli

▲ ***Mâle (en haut) et femelle de* Calopteryx virgo.**

gonflé d'air. Chez *Calopteryx*, la durée totale de la mue imaginale est de deux heures environ; cependant la libellule ne s'envole qu'une heure après son accomplissement.

Le jeune imago n'est pas immédiatement capable de se reproduire. La maturité sexuelle va demander une dizaine de jours, pendant lesquels les gonades vont terminer leur développement et l'Insecte prendra sa coloration définitive. Pendant cette période, les imagos peuvent s'éloigner plus ou moins de l'eau et même se rassembler dans les endroits ensoleillés en groupes de plusieurs mâles et femelles de la même espèce, comme c'est le cas pour *Calopteryx*. Les imagos présentent alors une héliotaxie positive, le grand axe du corps étant toujours perpendiculaire aux rayons solaires. Dans de tels groupements, les Insectes, tous orientés de la même façon, peuvent être très proches les uns des autres mais respectent une certaine distance minimale entre eux; cette distance n'est jamais inférieure à l'envergure de l'Animal, ailes étalées. Au cours de cette période, la nutrition est la principale activité de la libellule, qui attrape tout Insecte passant à sa portée grâce à ses pattes formant une sorte de corbeille, ou « nasse », puis revient sur son support initial pour y dévorer sa proie.

Lorsque la période de maturation est terminée, les imagos quittent les groupes pour devenir solitaires. Les mâles survolent alors le cours d'eau à la recherche d'une région où ils pourront se fixer et attendre les femelles sexuellement mûres. En général, le mâle y choisit un poste d'observation d'où il pourra surveiller l'ensemble de son territoire et le défendre contre tout intrus mâle de la même espèce. Il le quitte le soir et y revient dès le

• Section des Néoptères

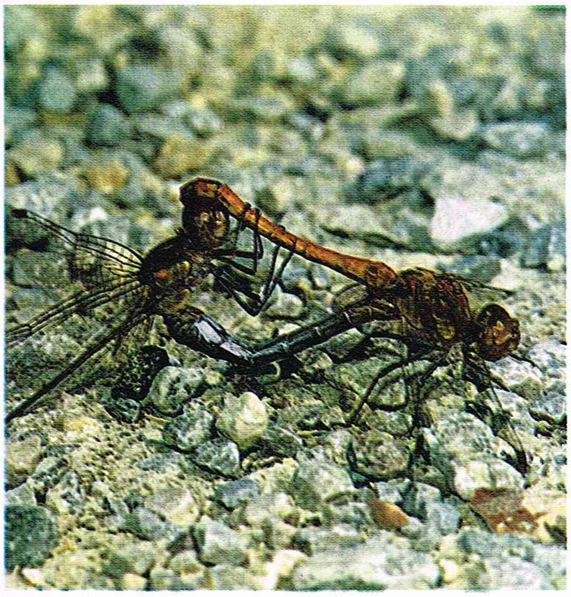
Cette section, qui comprend la plupart des Insectes vivant encore aujourd'hui, semble avoir toujours été plus riche que celle des Paléoptères. Selon leurs types de métamorphoses, les Néoptères peuvent être divisés en Hémimétaboles et Holométaboles.

Division des Hémimétaboles

Les larves des Insectes Hémimétaboles n'ont que de faibles modifications à subir pour devenir des adultes car elles diffèrent peu de ces derniers; c'est ce qu'exprime le terme Hémimétaboles.

Super-ordre des Orthoptéroïdes

Les Insectes Hémimétaboles appartenant à cet ensemble ont en commun les caractères suivants : des pièces buccales de type broyeur jamais modifiées, des ailes postérieures pourvues d'un grand lobe anal, des cerques présents, des tubes de Malpighi nombreux, et des ganglions nerveux abdominaux toujours séparés.



J. Legrand



J. Legrand

◀ *A gauche,* Sympetrum sp. *(Anisoptère Libellulidé) accouplés ; à droite, la femelle d'*Æschna cyanea *(Anisoptère Æschnidé) pond dans la mousse au bord des eaux.*

Ordre des Dictyoptères

Cet ordre comprend les blattes et les mantes qui, bien que d'aspect et de mœurs différents, présentent en commun les caractères suivants : une tête triangulaire aux pièces buccales broyeuses, des tarses pentamères à toutes les pattes, des ailes antérieures tegminisées formant des élytres se croisant à plat sur le dos, des ailes postérieures à champ anal généralement très important, membraneux et repliable en éventail sous le champ antérieur, qui demeure plan, un abdomen à dix segments visibles, le dernier portant chez les deux sexes une paire de cerques pluriarticulés et l'avant-dernier étant muni chez le mâle de deux styles courts. A ces traits morphologiques communs aux deux sous-ordres s'ajoutent deux caractères biologiques, la ponte en oothèque et le développement postembryonnaire paurométabole.

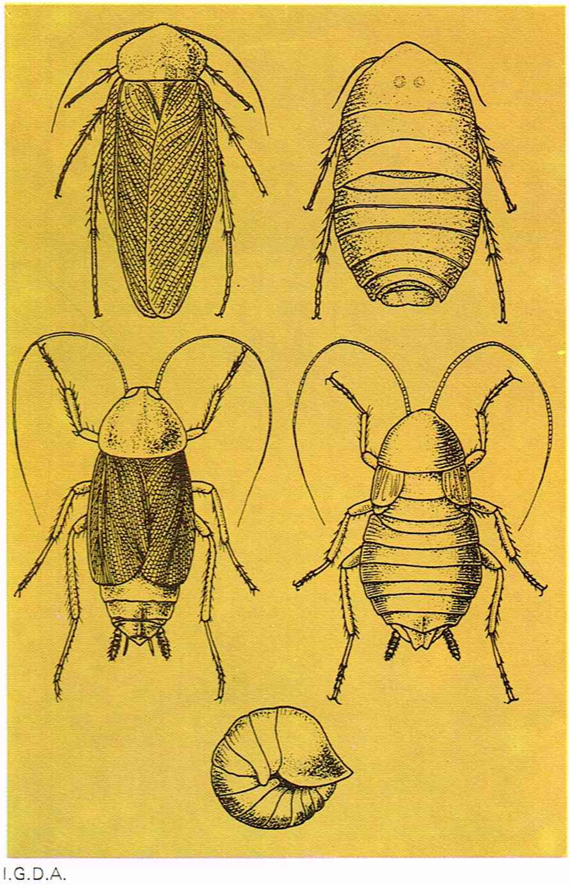
Sous-ordre des Blattodea

Les Blattodea, ou blattes, dont les espèces commensales de l'homme sont connues sous les noms abhorrés de cafards et de cancrelats, représentent sans doute les Insectes les plus anciens et font partie des Animaux qui ont traversé plusieurs ères géologiques sans subir de modifications profondes. Les formes du Primaire, qui vivaient dans les grandes forêts houillères, diffèrent en effet fort peu de certaines blattes actuelles. Un type remarquable du Carbonifère, *Pycnoblattina*, présente une nervation alaire ayant une grande similitude avec celle des *Mastotermes*, termites des plus primitifs, confinés à l'Australie. Bien que ces derniers ne se retrouvent pas dans les sédiments antérieurs au Tertiaire, on considère les deux grands groupes comme issus de la même souche. La diversification très importante aussi bien des espèces fossiles, dont six cents ont été décrites, que des formes présentes, dont trois mille cinq cents sont connues, témoigne de l'évolution déjà longue au Primaire et de la vitalité du groupe des blattes, qui, en dépit de ses caractères archaïques ou grâce à eux, s'est adapté aux climats et aux milieux les plus divers et les plus nouveaux, comme les constructions humaines, en manifestant une biologie de la reproduction complexe et, à certains égards, très évoluée.

Les blattes sont, en général, des Insectes agiles, au corps assez aplati, dont les teintes sont brunâtres et souvent luisantes. Leur pronotum est développé en un bouclier protégeant la tête qu'il surplombe ainsi que les côtés du thorax. Parfois, ce sclérite est fortement bossué, comme chez les mâles de la grande espèce malgache *Gromphadorhina portentosa*. Cette dernière, mesurant jusqu'à 7 cm, fait partie des géants du groupe avec *Leucophaea maderae* (6,5 cm) d'Afrique équatoriale et *Megaloblatta blaberoides* (8 cm), espèce néotropicale. Mais la taille moyenne de la plupart des blattes est environ de 2 cm.

La tête plutôt opisthognathe, porte deux grands yeux réniformes composés d'ommatidies eucônes, et deux ocelles, plus ou moins effacés. Les antennes, qui s'insèrent dans l'encoche de l'œil correspondant, sont longues, filiformes et multiarticulées.

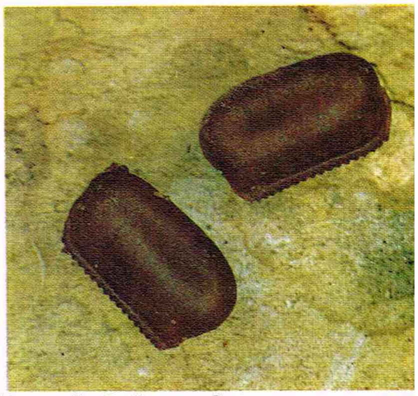
Typiquement, les blattes possèdent des ailes, à l'instar de *Periplaneta americana*, espèce de couleur acajou, devenue cosmopolite et Animal de laboratoire. Cependant, des espèces comme *Ceratinoptera inscripta*, d'Afrique du Sud, ont des élytres normalement développés, mais des ailes membraneuses réduites ; chez d'autres espèces, le mâle est brachyptère et la femelle microptère, par exemple, chez *Blatta orientalis*, une espèce cosmopolite ; ou bien, le thorax ne porte plus chez les mâles comme chez les femelles que des expansions squamiformes, comme c'est le cas pour *Neostylopyga rhombifolia*, d'origine malaise ; d'autres encore ont des femelles entièrement



I.G.D.A.

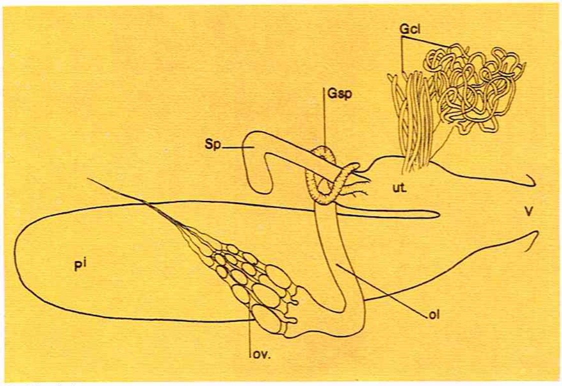
◀ *Exemples de dimorphisme sexuel chez les blattes : en haut,* Polyphaga aegyptiaca *(mâle macroptère et femelle aptère) ; au centre,* Blatta orientalis *(mâle brachyptère et femelle microptère) ; en bas, femelle aptère d'un* Pseudoglomeris *qui possède la faculté de s'enrouler à la manière des cloportes (réflexe de peur).*

▼ *Aspect des oothèques d'une blatte ovipare,* Periplaneta americana, *élevée très fréquemment comme Animal d'expériences.*

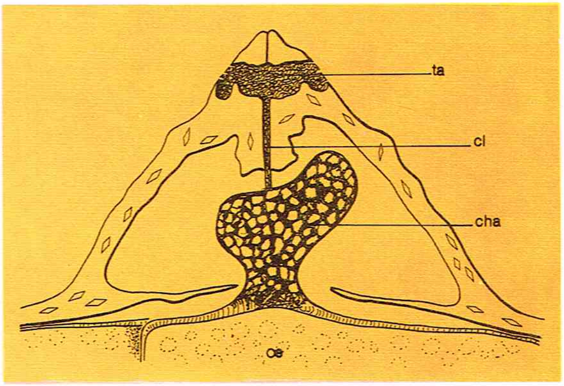


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *A gauche, schéma de l'appareil reproducteur femelle d'une blatte vivipare* **(Diplotera dytiscoides)** *vu du profil gauche : gcl, glandes collétériales ; gsp, glande spermatécale ; ov, ovaire ; ol, oviducte latéral ; p.i, poche incubatrice ; sp, spermathèque ; ut, utérus ; v, vulve (d'après Hagan) ; à droite, section transversale de la crête d'une oothèque de blatte montrant le dispositif qui permet la respiration des œufs : cha, chambre aérifère de l'œuf (oe) communiquant avec l'extérieur par le canalicule (cl) et le tissu alvéolé (ta) (d'après Wigglesworth et Beament).*



G. Hodebert



G. Hodebert

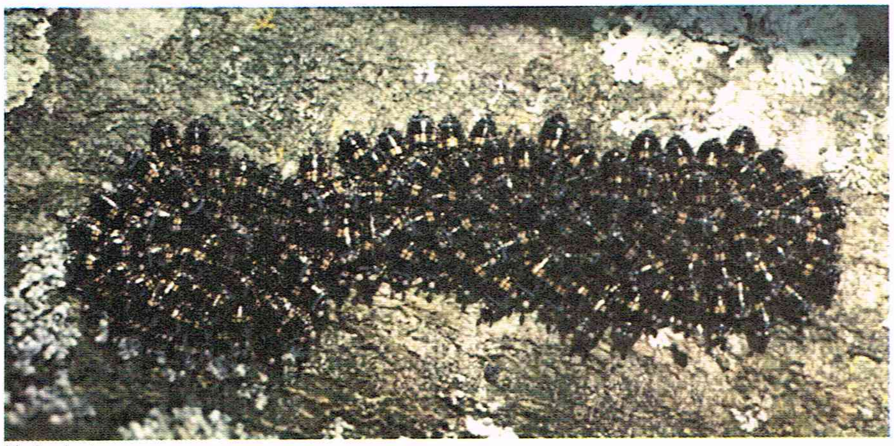
▼ *En haut, groupement très ordonné de jeunes blattes arboricoles,* **Cartoblatta pulchra** *; en bas, offrande nuptiale chez* **Blatella germanica** *; le mâle est à gauche, ailes soulevées, exposant ses fossettes glandulaires dorsales que la femelle vient lécher (d'après Wille).*

aptères *(Polyphaga aegyptica)* ; enfin chez quelques-unes, les ailes font également défaut chez les mâles *(Gromphadorhina* et *Cryptocercus)*. En général, les formes ailées volent peu, les blattes étant surtout des Insectes coureurs. Leurs trois paires de pattes, homonomes, aux hanches puissantes, sont parfaitement conformées pour la course et ne diffèrent entre elles que par la longueur, qui augmente des premières aux dernières. Souvent, les pattes présentent des tibias relativement élargis, avec des épines subapicales plus développées chez les formes fouisseuses.

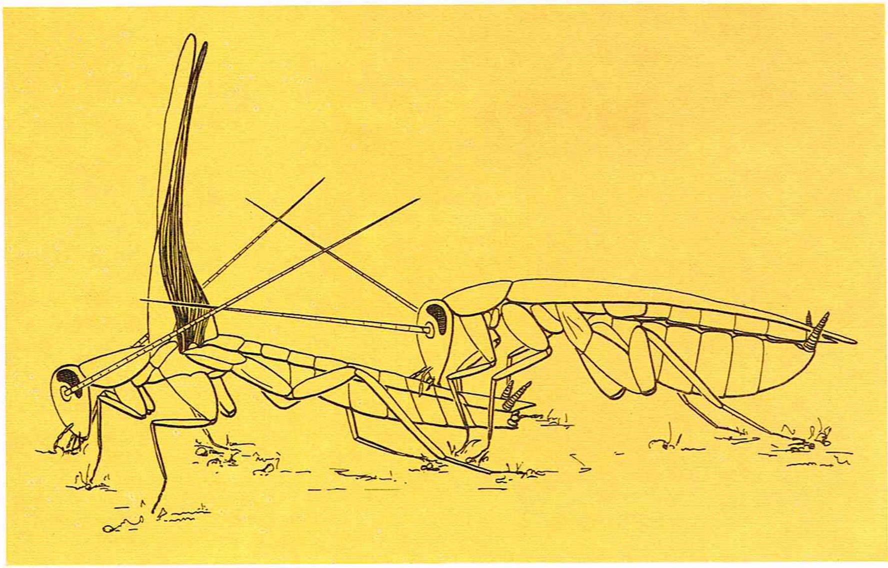
L'abdomen est toujours bien segmenté ; chez les mâles, le neuvième sternite forme la plaque sous-génitale qui abrite les organes de la copulation, mais, chez la femelle, cette plaque est constituée par le septième sternite ; elle y délimite l'atrium de ponte dans lequel se trouve logé le court ovipositeur. On remarque, sur l'abdomen, deux catégories de glandes cutanées, comprenant de petites fossettes tégumentaires garnies de poils diffuseurs. Les unes, ventrales et pygidiales, ayant une fonction répugnatoire, existent dans les deux sexes et à tous les stades. Les autres, uniquement dorsales et s'ouvrant soit au début, soit vers la fin de l'abdomen, émettent une sécrétion qui joue un rôle fondamental dans le rapprochement des sexes et les préludes de l'accouplement.

Après reconnaissance et invitation par de nombreux attouchements des antennes, le mâle ouvre brusquement ses ailes et expose ses fossettes dorsales ; puis, maintenant le contact antennaire, il vient à reculons les présenter à la femelle. Celle-ci lèche les sécrétions, et le mâle se glisse alors sous elle et se lie à elle. L'un ou l'autre partenaire effectue ensuite une rotation plane, ce qui amène le couple en opposition totale ; cette attitude est gardée le temps nécessaire au dépôt d'un petit spermatophore directement dans les voies génitales femelles. Ce temps est fort variable : une vingtaine de secondes à peine chez *Blatta germanica*, une heure au moins pour *Periplaneta americana*.

La ponte survient quelques jours plus tard. Très particulière et caractéristique du groupe, elle se fait à l'intérieur de l'atrium génital et consiste dans le dépôt successif des œufs, enrobés tour à tour d'un cément sécrété par les glandes collétériales. Au moyen de l'ovipositeur, les œufs sont placés en deux rangées verticales imbriquées, le tout formant finalement une sorte de petite bourse, l'oothèque, dont la taille, la forme et le nombre d'œufs inclus diffèrent, selon les espèces. La ponte s'accomplit en un à trois jours et chaque femelle peut confectionner jusqu'à quatre oothèques au cours de sa vie (qui dure deux ans chez *P. americana*). Sur sa partie dorsale, l'oothèque est close par une crête zigzagante, de section triangulaire, où se trouvent ménagées de fines perforations, qui permettront la respiration puis la sortie des embryons.



M. Boulard



G. Hodebert

En général, les blattes n'abandonnent pas leurs oothèques au hasard, mais les placent dans des endroits discrets, telles des anfractuosités diverses ou des trous, que certaines obturent avec de la terre *(Loboptera decipiens)* ou que d'autres creusent avec leurs mandibules dans le bois, les cartons ou les vieux livres *(Periplaneta spp.)* et qu'elles ferment à l'aide de sciure mâchouillée *(Cryptocercus)*.

Cependant, les soins accordés à la ponte peuvent aller beaucoup plus loin, jusqu'à l'ovoviviparité, voire la viviparité. En effet, bon nombre d'espèces retiennent leur oothèque et la placent, une fois terminée, dans une vaste poche sous-génitale, appelée poche incubatrice, pendant la quasi-totalité de l'embryogenèse. Elles ne la déposent qu'un ou deux jours avant l'éclosion *(B. germanica)* ou bien la gardent jusqu'à la naissance des jeunes, qui sont alors mis bas (*Blaberus spp., Panesthia angustipennis, Nauphoeta cinerea, Gyna maculipennis*, etc.). Chez ces dernières, les embryons ne reçoivent rien de la mère hormis de l'eau, et, s'il arrive que l'oothèque n'ait pas été entièrement réintroduite dans la poche incubatrice, la partie exposée à l'extérieur se dessèche et les œufs meurent. Mais, selon Hagan, chez la blatte hawaïenne *Diploptera punctata (D. dytiscoides)*, les œufs, pauvres en vitellus, établissent des relations avec l'organisme maternel et sont nourris durant tout leur développement. Celui-ci s'effectue en une cinquantaine de jours, puis la mère expulse ses nouveau-nés deux par deux, la tête en premier.

Une seule espèce est connue pour sa parthénogenèse, qui est d'ordre géographique. *Pycnoscelus surinamensis*, amphisexué en Indo-Malaisie et aux îles Hawaï, est agame ailleurs avec cette singularité, décrite par Roth et Willis, que les femelles parthénogénésiques sont macroptères comme les mâles alors que les femelles normales ont des ailes bien plus courtes que le corps.

Souvent, les blattes manifestent un grégarisme familial, jeunes et adultes voisinant dans les endroits favorables ; on observe même que des femelles ovovivipares semblent porter quelque attention à leur progéniture, à moins qu'elles ne soient, en fait, indifférentes aux manifestations apparemment filiales des jeunes ; quoi qu'il en soit, les jeunes *Gromphadorhina* viennent se tasser sous le corps de la mère, qui se hausse sur ses pattes, faisant ainsi place à sa nichée ; plus spectaculaires sont les espèces sud-orientales *Phlenobotus pallens* et *Pseudophoraspis nebulosa*, qui laissent les petits grimper et s'installer sur leur dos, entre l'abdomen et les ailes, tandis que l'espèce insulindienne *Perisphaerius glomeriformis*, aptère, porte ses jeunes accrochés sous son corps. A ces blattes, il faut adjoindre les *Cryptocercus*, que l'on trouve toujours par couples, accompagnés de jeunes d'une ou de deux générations. Un cas particulièrement curieux, signalé depuis longtemps et encore inexpliqué, est celui des groupements corticoles de *Cartoblatta pulchra*, blattes ovipares d'Afrique orientale, qui comprennent cent à deux cents individus au même stade, rigoureusement disposés en cercles concentriques et ayant tous la tête dirigée vers l'intérieur et des glandes exertiles dévaginées à l'apex dorsal de l'abdomen. Ces rassemblements restent énigmatiques. Par ailleurs, Chauvin a démontré, en étudiant *Blattella germanica*, que le développement postembryonnaire des blattes peut subir des effets de groupe particuliers, s'exerçant non pas visuellement, mais par l'intermédiaire des antennes et par une certaine souillure excrémentielle et spécifique des aliments.

D'une façon générale, les blattes sont fortement hygrophiles, termophiles, obscuricoles et omnivores. Si la forêt dense équatorio-tropicale constitue leur milieu de prédilection, elles ont pu s'adapter à des biotopes différents, parfois même opposés, et établir aussi des relations de toute nature avec de nombreux autres organismes. Elles vivent, pour la plupart, sous les feuilles mortes, les écorces, la mousse ou les pierres ; elles pénètrent dans les fissures et jusque dans les cavernes, où certaines, dites troglobies, ont définitivement élu domicile, telles les *Alluaudellina* décolorées, subaveugles, aux pattes et antennes démesurées, des grottes de l'Est africain. Dans ces grottes, on trouve aussi des espèces, qualifiées de guanobies, qui affectionnent les excréments de chauve-souris ; c'est ainsi que des *Gyna* en Afrique, des *Ergaula* en Malaisie sont parfois si nombreuses dans ces grottes que le guano paraît animé.

Panesthia et *Cryptocercus* sont xylophages et hébergent dans leur intestin des Protistes, très voisins de ceux des termites, qui leur permettent de digérer la cellulose. *Cryptocercus punctulatus*, d'Amérique, manifeste un mode de vie à peu près unique chez les blattes, puisqu'il ne se trouve que dans l'aubier mort des arbres, où il fore des galeries.

Un petit nombre d'espèces, appartenant toutes à la sous-famille des Epilamprinae et dont les mieux connues sont *Rhicnoda natatrix* et *Opisthoplatia maculata* du Sud-Est asiatique, mènent une vie presque aquatique au bord des rivières, dans les marécages, sur les bois flottants ou dans l'eau retenue par la base des feuilles des Broméliacées. Apparemment, rien ne distingue ces blattes amphibies des autres blattes, mais en fait elles utilisent un dispositif qu'elles partagent avec maintes formes purement terrestres : les derniers stigmates se trouvant à la base de petits tubes, les blattes laissent saillir ces derniers à la surface quand elles s'immergent. Toutefois, ces espèces amphibies peuvent rester entièrement sous l'eau durant plusieurs minutes.

A l'opposé, il faut signaler les blattes des déserts, devenues fouisseuses et échappant ainsi à la dessiccation (*Anisogamia tamerlana* du Sahara) et les blattes polaires, parmi lesquelles *Ectobius lapponicus*, fréquent en Laponie, et qui se rencontre également dans le nord de la France.

Beaucoup ont colonisé les nids ou les niches écologiques d'autres Insectes ou Animaux : ainsi, les *Attaphila* vivent en parasites trophiques des fourmis *Atta* d'Amérique du Sud, se nourrissant des Champignons cultivés par ces dernières ; tandis que les *Noctícola termitophila* d'Indochine habitent non seulement les termitières mais en mangent les hôtes. Certaines blattes se rencontrent dans les terriers des Rongeurs et d'autres dans les nids d'Oiseaux, des tisserins notamment, où elles coexistent avec tout un groupe de nidicoles divers, dont les Hémiptères et des Coléoptères.

C'est à cet ensemble de blattes commensales et plus ou moins parasites qu'il faut joindre les espèces anthropophiles, dont les principales, *Periplaneta americana*, *P. australasiae*, *Blatta orientalis* et *B. germanica*, sont très fréquentes dans les boulangeries et les restaurants mal tenus, les ports, les entrepôts, les taudis, etc. Ces Insectes, qui fuient la lumière, passent le plus souvent inaperçus ; ils sont pourtant nombreux, et très dangereux, car comme les mouches, les blattes peuvent passer des endroits les plus malsains aux plus propres et contaminer les aliments, transportant, sur leurs pattes ou dans leur intestin, les agents de maladies graves. En contrepartie, on peut signaler que les oothèques de certaines blattes domestiques sont recueillies, grillées et consommées en divers points du globe, en particulier au Laos, où elles constituent un mets apprécié.

La plupart des espèces que nous venons de citer ont des mœurs nocturnes ou, tout au moins, aiment vivre cachées ; leurs formes plates et allongées revêtent généralement les teintes monochromes de l'ombre. Toutes différentes sont les *Prosoplecta* de l'Insulinde, qui sont des blattes diurnes présentant des formes arrondies de chrysomèles et de coccinelles dont elles exhibent également les brillantes couleurs contrastées. Vivant dans les mêmes biotopes que ces petits Coléoptères, les *Prosoplecta*, dont on a souvent pu identifier le « modèle » de chacune des formes, fournissent l'un des exemples les plus convaincants de mimétisme batésien.

Enfin, certaines espèces sont capables de manifestations sonores : les *Cryptocercus* et les *Blaberus* tambourinent le bois avec leurs fémurs postérieurs, les secondes faisant également crisser leur pronotum sur la base des élytres. Les *Gromphadorhina*, énormes et peu agiles, utilisent leur capacité de produire des sons pour se défendre : quand on les dérange ou qu'on les saisit elles émettent une sorte de sifflement par les stigmates thoraciques.

Le sous-ordre des Blattodea est divisé en une dizaine de familles.

Excepté celle des **Corydiidae** (*Polyphaga, Attaphila, Myrmecoblatta*), dont les ailes postérieures ont un champ anal très petit et non pliable, ces familles ne diffèrent entre elles que par des points de détail.

Les **Perisphaeriidae**, primitives, aux nervures alaires toutes développées, sont surtout asiatiques et malgaches ; certaines espèces, comme *Perisphaerius glomeriformis*, peuvent s'enrouler à la manière des cloportes ; les *Gromphadorhina* font partie de cette famille.

Les **Panesthiidae**, principalement répandues en Indo-Malaisie, portent des élytres fortement sclérifiés et comprennent les *Cryptocercus* et *Panesthia*, à symbiotes intestinaux.

C'est chez les **Blaberidae** que l'on place *Blaberus giganteus* (55 mm) et *B. atropos* ou *fuscus* (60 mm), domestiques ou semi-domestiques des habitations sud-américaines.

Le génotype des **Panchloridae**, *Panchlora*, se singularise par une couleur verte, exceptionnelle pour une blatte. Cependant, on trouve aussi dans cette famille les *Leucophaea, Pycnocelus* et *Gyna* d'Afrique et d'Asie, aux teintes brunâtres.

Les **Oxyhaloidae** réunissent les *Oxyhaloa*, ovovivipares bien qu'ayant une oothèque sclérifiée, et les *Prosoplecta* ; toutes vivent dans les régions de la ceinture tropicale.

Les **Epilampriidae** se caractérisent par des nervures élytrales parallèles ; les espèces amphibies, les *Phlebonotus* et les *Eustegasta*, appartiennent à ce groupe ; ces dernières, remarquables par leurs teintes souvent métalliques, ressemblent parfois aux Coléoptères Buprestides.

La famille des **Blattidae**, la plus importante et de répartition mondiale, comprend les principales blattes



C. Bevilacqua

▲ **Les Blattodea** *sont très communs dans les forêts des pays tropicaux ; ici* **Blaberus giganteus.**

▼ **Nauphoeta cinerea** *est une espèce élevée couramment dans les laboratoires.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



M. Boulard

▲ ***Posture caractéristique des mantes à l'affût; ici un* Tarachodes, *vu de face, montrant en détail sa tête et ses pattes ravisseuses.***

▶ ***Page ci-contre, habitus général d'une mante religieuse.***

▼ ***A gauche, tête d'*Empusa pennata, *le diablotin de Provence; à droite,* Chaoeradodis laticollis, *mante péruvienne caractérisée par sa phyllomorphie.***

communes, de nombreuses espèces non domestiques, les troglobies *Alluaudellina* et les termitophiles *Nocticola*.

Enfin c'est chez les **Ectobiidae,** famille riche d'un grand nombre de petites formes aux pattes grêles et aux antennes plus ou moins ciliées, que se rangent les *Blatella* et les *Ectobius*.

Sous-ordre des Mantodea

Les Mantodea, ou mantes, constituent un sous-ordre parfaitement distinct, homogène, comme celui des blattes, mais dont la différenciation plus récente s'est produite à l'Oligocène. La souche primitive, cependant, semble se situer en Gondwanie, l'Afrique intertropicale retenant plus de la moitié des mille neuf cents espèces actuelles, les régions néotropicales puis indo-malaise venant ensuite. La France compte une huitaine d'espèces, dont la célèbre mante religieuse et l'empuse diablotin. Toutes sont prédatrices.

Ces Insectes sont caractérisés par un corps allongé, une tête triangulaire où les yeux occupent une place importante et des pattes antérieures, dites prieuses ou ravisseuses, transformées en un remarquable appareil de capture. Leur taille est moyenne ou grande. Sans doute, *Plistospilota maxima* d'Afrique, *Macromantis hyalina* d'Amazonie, et *Archimantis monstruosa* d'Australie qui atteignent ou dépassent 12 cm, tout en conservant les proportions générales propres au groupe, sont parmi les plus grosses espèces. Cependant, il existe aussi de nombreuses petites formes et certaines, comme les perlamantines, n'atteignent pas 2 cm. Les mâles sont toujours moins grands que les femelles.

La tête, orthognathe, articulée par un cou très fin, est capable d'effectuer des mouvements dans tous les sens, ce qui est exceptionnel pour un Insecte. Les yeux ont une importance capitale chez ces Dictyoptères chasseurs; ils sont grands, saillants, arrondis ou coniques, et présentent une aire de vision précise, dans leur partie centrale appelée zone de fixation, que la mante dirige toujours vers la proie qu'elle va immédiatement saisir. Les ocelles, au nombre de trois, bien développés et très rapprochés pour les mâles, sont réduits chez la femelle où ils peuvent d'ailleurs manquer. Les antennes sont filiformes et longues chez le mâle de *Mantis* ou relativement brèves et bipectinées chez le mâle d'*Empusa*; chez les femelles, elles sont plus courtes. L'appareil buccal comporte des mandibules particulièrement puissantes.

L'allongement du corps intéresse surtout le prothorax et l'abdomen. Le prothorax, presque toujours plus long que large, d'une longueur parfois excessive, par exemple, chez *Heterochaeta* et *Leptocola*, présente un notum soit en forme de tuile vendéenne, soit, comme chez quelques genres asiatiques, les *Chaeradodis* notamment, phyllomorphe par de larges expansions latérales. Les deux autres segments thoraciques portent les ailes; les ailes antérieures, étroites et tegminisées, souvent de la même couleur que le thorax, ocellées chez *Chlidonoptera*, forment au repos un étui pour les ailes postérieures qui sont larges, membraneuses et pliables, hyalines ou teintées. D'une manière générale, les ailes sont plus courtes chez la femelle *(Iris oratoria)*, mais le brachyptérisme *(Macromantis)*, le microptérisme *(Ameles decolor)*, voire l'aptérisme total peuvent affecter ces dernières espèces et parfois les deux sexes *(Eremiaphila denticollis* et *Geomantis larvoides)*. Les ailés, particulièrement les femelles, volent peu et mal. Seules les ailes postérieures sont motrices, excepté chez les petites mantoïdes sud-américaines qui battent des quatre ailes.

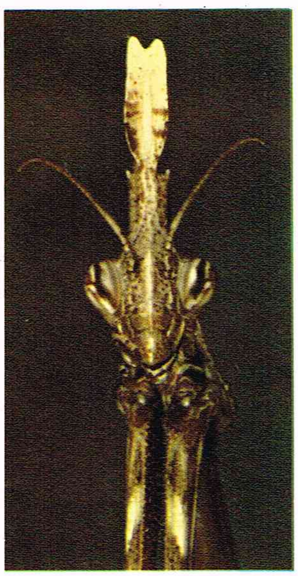
La patte antérieure des mantes constitue l'un des meilleurs « engins » de capture mis au point par un Insecte. La hanche, très longue, constitue, pour cet appareil, un levier qui permet de projeter brusquement en avant toute la partie préhensile formée par l'articulation fémuro-tibiale. Le fémur, généralement large, enflé par des muscles puissants, possède, sur sa marge inférieure, deux rangées parallèles d'épines fortes et aiguës, légèrement orientées de bas en haut, s'opposant à celles inclinées de haut en bas que porte le tibia; celui-ci, subcylindrique, se termine par une longue griffe recourbée. La patte forme ainsi une pince meurtrière, aux mors acérés, dont aucune proie ne peut s'échapper. La marche est assurée par les deux autres paires de pattes, longues et fines, ornées, chez *Empusa*, *Phyllocrania*, *Hymenopus*, et quelques autres, d'expansions foliacées.

L'abdomen présente la même segmentation et les mêmes caractères sexuels que chez les blattes, mais avec une forme générale plus étroite et allongée, parfois à l'excès comme chez *Angela miranda* du Mexique. Cependant, il devient volumineux et lourd chez les femelles gravides. C'est alors que certaines femelles d'espèces asiates sont consommées.

Hormis les *Eremiaphila* et les *Metallyticus*, capables de courses rapides et de chasses actives, les mantes se déplacent normalement avec lenteur et circonspection. Toutes sont diurnes et termophiles, recherchant les endroits ensoleillés, où elles se postent à l'affût dans cette attitude bien connue, qui leur est particulière : les pattes antérieures repliées, pour ainsi dire « armées » sous le thorax, prêtes à se défendre.

Elles se placent sur les supports les plus divers, chacune ayant cependant une préférence qui correspond au développement d'un camouflage qui lui est propre. Celui-ci, inhérent aux chasseurs à l'affût, est souvent stupéfiant et parfois si extraordinaire que, même lorsque l'on a l'Insecte sous les yeux, on ne le distingue qu'avec effort. A cet égard, les mantes offrent une gamme prodigieuse. L'*homochromie* simple (verte ou brune) de nombreuses espèces, dont *Mantis religiosa,* est déjà efficiente. Mais, par l'*analoschémie* certaines mantes imitent non seulement la couleur, mais aussi la texture du substrat; ainsi, *Eremiaphila,* qui vit sur le sable, présente un tégument granité; les élytres de *Theopompella aurivillii* ressemblent à des fragments d'écorce ; *Chaerododis* et *Gongylus* s'assimilent à des feuillages, l'aspect foliacé tenant chez eux à la fois du pronotum, des élytres et des pattes; *Deroplatys*, *Acanthops* et *Phyllocrania* sont semblables à de vieilles feuilles mortes déchiquetées; grâce à ses expansions pétaliformes et à sa couleur rose, *Hymenopus coronatus* prend l'aspect d'une fleur. Le *mimétisme* est aussi très courant. *Chrysomantis speciosa*, lorsqu'elle est à l'affût, se tient toujours tête en bas, le corps relevé simulant un moignon de ramille brisée envahi par des Lichens; les grandes espèces bacilliformes ont perdu l' « habitus mante » et, par suite de l'allongement exagéré du prothorax et de l'abdomen, ressemblent, comme les phasmes, à de fines branchettes; ici les exemples les plus spectaculaires du mimétisme sont fournis par les formes africaines *Compsothespis et* surtout *Heterochaeta bernardii* et *Leptocola giraffa*, qui ne mesurent pas moins de 130 et 150 mm de long pour seulement 6 mm de large.

Exclusivement carnassières, les mantes saisissent tout ce qui bouge à portée de leurs pattes et dévorent aussitôt la proie vivante. Il existe des cas de cannibalisme et, placés dans des petites cages, certains mâles se révèlent si voraces et batailleurs qu'en Chine on prend des paris sur des combats à mort de *Tenodera sinensis*, une grande espèce mesurant 12 cm. Une légende tenace veut que la femelle mange obligatoirement le mâle après les noces;

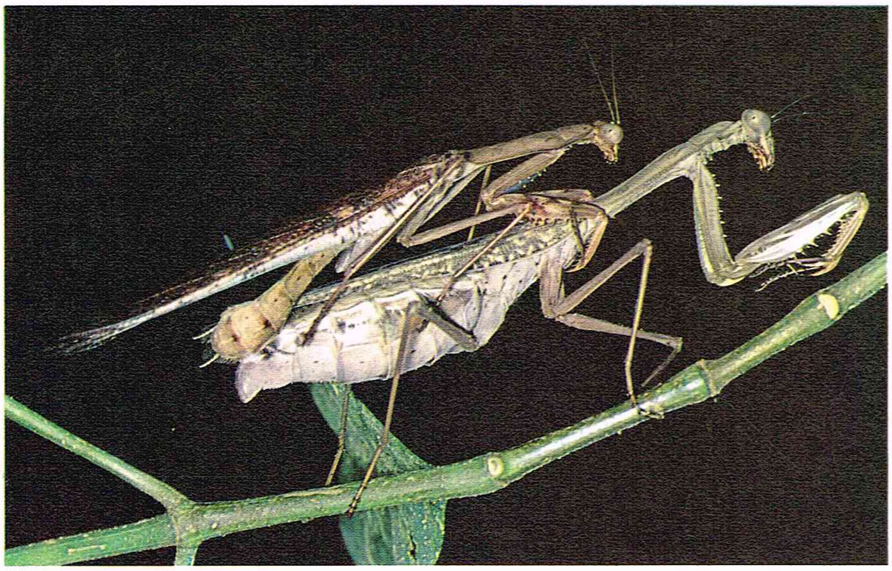


G.S. Giacomelli



A. Margiocco





M. Boulard

▲ ***Couple de*** **Polyspilota acruginosa** ***(Centrafrique). Le dimorphisme sexuel secondaire chez les Mantodea tient principalement dans la différence de taille, le mâle étant toujours nettement plus petit que la femelle.***

ce n'est pas toujours le cas, le mâle n'est qu'un gibier parmi d'autres et s'il arrive qu'il soit capturé après la copulation, il peut l'être aussi avant et même pendant.

Le comportement nuptial du mâle est à cet égard très significatif : il procède par approche lente, jusqu'à une distance où il est à l'abri d'un coup de patte fatal, se figeant chaque fois que la femelle esquisse un mouvement ; brusquement, il saute sur le dos de celle-ci et s'y cramponne, bien parallèle et légèrement en arrière, hors du champ des pattes ravisseuses ; puis, il entreprend de « calmer » la femelle par des attouchements d'antennes et des palpes qui, au bout de quelques minutes, amèneront celle-ci à accepter l'accouplement. La fécondation se fait, là aussi, par l'intermédiaire d'un spermatophore que le mâle dépose directement dans les voies génitales de la femelle, ce qui demande généralement une à trois heures. Durant ce temps, la femelle peut attraper des proies et s'en nourrir ou, plus rarement, atteindre le mâle et le décapiter si celui-ci, au cours de ses efforts, vient à s'écarter de la zone sagittale et tombe dans son champ visuel. Mais, grâce à l'indépendance de la chaîne nerveuse ventrale par rapport aux centres céphaliques, cet accident est sans effet pour l'insémination, qui s'achève normalement. Cette particularité du système nerveux s'observe également chez une femelle dont on a enlevé le cerveau, et qui se révèle capable de coordonner pendant longtemps encore ses mouvements et même d'assurer le processus compliqué de la ponte.



▶ ***Naissances simultanées de jeunes mantes.***

M.Boulard

Les œufs sont toujours inclus dans une substance d'abord visqueuse, composée de la sécrétion abondante des glandes collétériales et de celle, plus réduite, de la glande à calcaire ; le mélange, souvent rendu spumeux par un battage énergique de l'ovipositeur, durcit à l'air en prenant un aspect parcheminé et forme l'oothèque. A l'encontre des blattes, les mantes fabriquent leur oothèque à l'extérieur, sur le support définitif, celle-ci n'étant jamais retenue ou réintroduite dans l'abdomen.

Les œufs sont déposés dressés au milieu de l'enveloppe et, selon les cas, se trouvent entourés soit de simples feuillets, comme chez les empuses, soit, dans le cas général, et en particulier des *Mantis*, d'un épais bourrelet bulleux, ou encore, chez certaines mantes des Andes, d'une vaste chambre sphérique entièrement vide. Des voies de sorties et probablement aussi aérifères, constituées de lamelles, sont ménagées dans la partie médio-supérieure, immédiatement au-dessus des œufs. Les formes prises par les oothèques, fort variables à l'intérieur du sous-ordre, sont néanmoins constantes pour chaque espèce.

La prolificité des mantes apparaît assez importante, une femelle pouvant s'accoupler plusieurs fois et pondre jusqu'à mille œufs, dispersés en plusieurs oothèques (deux ou trois pour *M. religiosa*, vingt-deux pour *M. savignyi* d'Égypte, laquelle pourrait être parthénogénésique). Les œufs éclosent en même temps, et les nouveau-nés se faufilent entre les lamelles pour gagner l'extérieur.

Les jeunes ne perforent jamais l'oothèque, et, si celle-ci présente des trous, cela indique que la ponte a été parasitée par des Hyménoptères oophages. Le plus remarquable de ces parasites est *Mantibaria manticida*, Scélionide dont la femelle se fixe par ses mandibules sur la base de l'aile d'une mante qu'elle suit ainsi partout : c'est le phénomène de la phorésie. Au moment de la confection de l'oothèque, *Mantibaria* se détache et va mêler ses œufs à ceux du Dictyoptère. L'oothèque terminée, elle regagne sa place et attendra une nouvelle ponte.

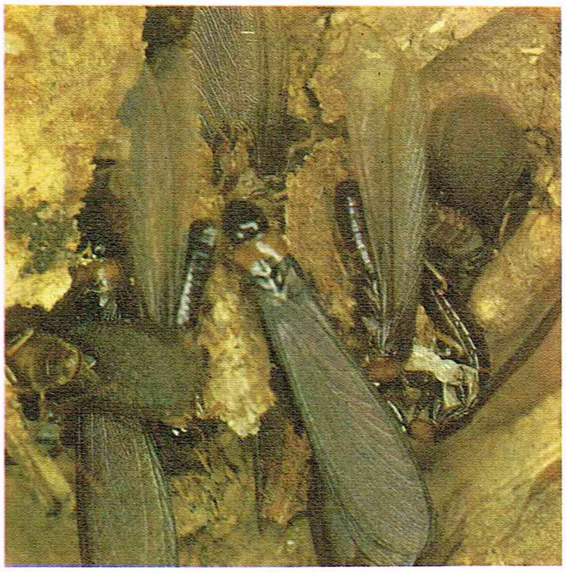
En raison sans doute de leur comportement de prédateurs, les mantes sont, aux stades juvénile et imaginal, rigoureusement solitaires. Les jeunes se dispersent dès leur naissance ; leur régime est carnassier, mais le réflexe de capture ne s'instaure qu'un certain temps après la sortie de l'oothèque, lorsque la dispersion totale a eu lieu. Le développement postembryonnaire, déjà lent naturellement (un an ou plus), se trouve ralenti encore lorsque la température est inférieure à 18 °C.

Le sous-ordre des Mantodea comprend treize familles, dont l'importance numérique est très variable. On peut considérer les suivantes comme les plus représentatives.

Les **Amorphoscelidae** que l'on rencontre dans l'Ancien Monde, comprennent de petites espèces qui s'opposent aux autres mantes par la brièveté de leur prothorax et la conformation particulière de leurs pattes ravisseuses. Les *Perlamantis* sont des prédateurs exclusifs des fourmis, qu'ils guettent à l'affût sur les écorces.

Les **Eremiaphilidae** sont des mantes trapues et brachyptères dans les deux sexes. Propres aux déserts du Sahara et d'Arabie, elles sont extrêmement vives et chassent le plus souvent à la course. Les femelles ensablent leurs oothèques, ce qui soustrait ces dernières aux trop fortes températures comme aux écarts thermiques excessifs.

Les **Mantidae,** famille de loin la plus importante avec ses deux cent quarante et un genres, présentent une très grande variété de formes et de couleurs, citons entre autres : *Mantis, Tenodera, Theopompella, Angela, Leptocola* et *Compsothespis*. Le genre type est *Mantis*, la mante religieuse ou « prégadiou », Insecte des plus populaires dont la posture singulière est à l'origine de la légende. D'ailleurs, le nom de *Mantis* (prophétesse), donné par Linné, fait allusion à un conte médiéval dans lequel la mante, de ses pattes antérieures, indique son chemin au voyageur égaré. Les *Ameles* (2,5 cm), *Iris*



A. Margiocco



J. Legrand

▲ *A gauche,* **Calotermes flavicollis** *représente l'unique espèce européenne des Calotermitidés. Ceux-ci vivent dans le bois et n'ont pas de véritables ouvriers ; à droite, reine de* **Bellicositermes bellicosus** *entourée de soldats et d'ouvriers.*

oratoria et *Geomantis larvoides* représentent également cette famille en France, tandis que *M. religiosa* se retrouve jusqu'en Afrique noire et aux États-Unis.

Les **Metallyticidae** rassemblent quelques espèces indo-malaises, comme *Metallyticus splendidus*, remarquables par leur exceptionnelle couleur vert-bleu métallique, leur énorme croc à la base des fémurs antérieurs (évoquant les pattes des Névroptères *Mantispa*) et leur régime alimentaire presque exclusivement composé de blattes, qu'elles recherchent activement.

Beaucoup plus variées et riches en espèces sont les **Hymenopodidae,** qui comprennent des genres aux yeux globuleux *(Chlodonoptera)* ou coniques *(Galinthias)*, et dont la tête porte parfois des prolongements cuticulaires *(Phyllocrania)*. Cette famille est représentée en Amérique par *Acanthops*, mais surtout en Orient avec *Hymenopus* et en Afrique avec *Chrysomantis* et *Congoharpax*.

Les **Vatidae** sont caractérisées par des tibias postérieurs carénés ; cette famille regroupe une centaine d'espèces aux habitus très divers, dont les bizarres *Heterochaeta* d'Afrique équatoriale.

Chez les **Empusidae**, le vertex est prolongé par une protubérance conique ou plus ou moins foliacée. Le type de cette famille est le diablotin méditerranéen, *Empusa pennata*, qui a la taille du prégadiou et dont l'oothèque, dépourvue de bourrelets, se reconnaît au long filament dressé qui la surmonte à l'extrémité postérieure ; les œufs éclosent en septembre, de sorte que l'empuse hiverne à l'état juvénile. *Hemiempusa capensis* et *Idolum diabolicum* sont typiques de la faune africaine, *Gongylus gongylodes* de celle du Sud-Est asiatique. Les empuses sont inconnues dans le Nouveau Monde.

Ordre des Isoptères

Les Isoptères, encore appelés termites, sont des Insectes terrestres de taille modeste, ailés ou aptères, amétaboles, très polymorphes, et vivant en société. Du fait de leur aspect et de leur vie sociale, on les a longtemps confondus avec les fourmis, d'où leur nom de « fourmis blanches » ; cependant, s'il est vrai que, de ces points de vue, la comparaison est possible, elle s'arrête là. Une colonie de termites comprend différents groupes d'individus, de taille et d'aspect variés, que l'on appelle des castes. Ainsi, dans une même termitière, on pourra rencontrer un couple de sexués, le roi et la reine, et des soldats, des ouvriers et des larves.

Les trois régions du corps, la tête, le thorax et l'abdomen sont aisément reconnaissables chez tous les termites. Cependant, chaque cas se distingue par des particularités morphologiques.

Chez les *sexués*, la tête des mâles et des femelles porte des yeux composés, une paire d'ocelles et une paire d'antennes moniliformes, dont le nombre d'articles varie de onze à trente-trois. Entre les yeux, se trouve une petite dépression, la *fontanelle*, qui n'existe que chez certaines familles et au niveau de laquelle débouche la glande frontale. Le clypéus et le labre ne présentent pas de grandes particularités. Les mandibules, du type broyeur, les maxilles et le labium formé de deux parties, un prémentum et un postmentum résultant de la fusion du mentum et du submentum sont situés ventralement.

Le thorax est formé de trois segments d'égale importance ; composés d'un grand nombre de sclérites bien individualisés, reliés entre eux par une chitine souple, ils portent les pattes, et les deux derniers segments sont munis de deux paires d'ailes, de longueur sensiblement égale, superposées à plat sur le dos au repos. Elles sont homonomes et homoneures ; à leur base, se trouve une ligne de rupture suivant laquelle l'Insecte détache son aile après l'essaimage ; la partie restant attachée au thorax est appelée écaille alaire. La nervation de ces paires d'ailes varie selon les familles et fournit un bon moyen de les classifier.

Enfin, l'abdomen est formé de onze segments et porte une paire de cerques pluriarticulés.

Les *néoténiques* sont des termites immatures, mâles et femelles de remplacement. Ils présentent des téguments clairs et peuvent être aptères ou brachyptères ; ils n'apparaissent que quand la colonie est devenue orpheline.

Chez les *ouvriers*, la tête ne présente pas de différence marquante avec celle des sexués. La plupart du temps, ils sont aveugles, les yeux composés et les ocelles étant absents, ou alors, ils possèdent des yeux faiblement développés. La fontanelle peut être présente ou non.

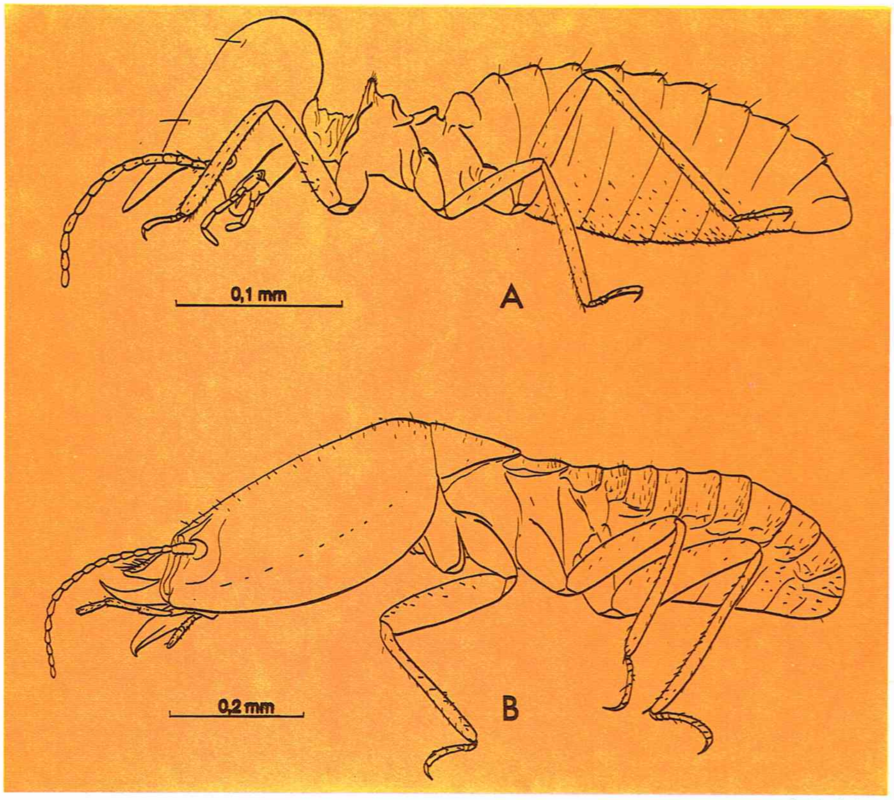
Les *soldats* possèdent une tête très développée et qui diffère nettement de celle des sexués. Le plus souvent, elle est hypertrophiée et atteint fréquemment la longueur du thorax et de l'abdomen réunis. A l'extrémité du rostre débouche la glande frontale. Le thorax et l'abdomen diffèrent peu de ceux des ouvriers. On peut distinguer les soldats selon deux types principaux : d'une part, ceux qui possèdent de grandes mandibules, tels les soldats de *Bellicositermes natalensis*, et, d'autre part, ceux qui ont une tête piriforme et des mandibules en général réduites, qui sont les soldats du type « nasuti ». On ne rencontre jamais les deux types de soldats dans la même colonie.

En ce qui concerne l'anatomie interne, nous insisterons sur l'appareil glandulaire exocrine et l'appareil reproducteur. Les *glandes* sont assez nombreuses chez les termites ; cependant, elles n'ont pas la même importance suivant les castes et les espèces.

Les *glandes labrales*, petites, sont situées à la face inférieure du labre : leur fonction sécrétrice est encore fort discutée.

Les *glandes mandibulaires*, localisées à la base des mandibules, sont constantes chez les termites ; leur fonction et la nature de leur sécrétion sont encore inconnues.

Les *glandes salivaires et labiales*, paires, sont formées d'un grand nombre d'*acini* reliés aux deux canaux salivaires. Sur leur trajet, se trouve un important réservoir salivaire, qui débouche à la base du labium. Les glandes sont très développées chez les ouvriers et chez certains



G. Hodebert

▲ ***Deux types de soldats; A, le soldat nasuti possède une tête en forme de poire à l'apex de laquelle débouche la glande frontale; B, soldat de*** **Bellicositermes bellicosus** ***armé de mandibules très coupantes.***

soldats, où elles peuvent occuper une grande partie du thorax et de l'abdomen. Suivant les castes, leur sécrétion a une nature et un rôle différents; celle des ouvriers sert à nourrir les larves, les sexués et même les soldats; chez certains soldats, elle est corrosive et joue un rôle défensif. Dans les deux cas, peu de choses sont connues quant à leur nature chimique.

La *glande frontale* est toujours impaire et de développement très variable suivant les espèces et les castes. Chez les termites primitifs, elle reste dans un état indifférencié et sans connexion avec l'extérieur, alors que chez les termites supérieurs elle peut, avec son réservoir, occuper la quasi-totalité de la capsule céphalique et déboucher au niveau de la fontanelle ou au bout du rostre, comme chez les soldats « nasuti ». Chez ces derniers, la sécrétion est utilisée comme arme de combat et peut être projetée à quelques centimètres et engluer un éventuel ennemi. Elle est expulsée grâce à la contraction des muscles mandibulaires, qui sont restés très importants chez ces soldats, malgré l'atrophie des mandibules.

Les *glandes sternales*, situées au niveau des sternites deux à cinq, ne présentent pas de canaux différenciés les faisant communiquer avec l'extérieur, leur sécrétion devant diffuser au travers des téguments et contenir des phéromones traçantes qui servent au pistage.

Chez certaines femelles physogastres, les ovaires peuvent être hypertrophiés, occuper toute la cavité abdominale et distendre considérablement les membranes intersegmentaires. Cette distension peut, dans certains cas, isoler complètement les tergites. Ces femelles sont alors dans l'impossibilité de se mouvoir. De plus, ces ovaires ont la particularité, unique semble-t-il dans le monde des Insectes, de pouvoir augmenter le nombre des ovarioles panoïstiques pendant toute la durée de la reproduction. La poussée des nouveaux ovarioles s'effectue d'arrière en avant. Les organes génitaux femelles comprennent aussi un réceptacle séminal et des glandes collatériales, ou accessoires, indépendantes des ovaires. L'appareil génital mâle n'offre pas de particularités en dehors de l'aberration que présentent les spermatozoïdes, qui sont totalement dépourvus de flagelles, et par là incapables de se mouvoir. On ne sait encore rien de la fécondation.

Différenciation des castes. Chez les *Termitidés*, ou *termites supérieurs*, la séparation entre les castes et la différenciation sont plus poussées que chez les termites inférieurs, mais le développement postembryonnaire est beaucoup moins variable. Les ouvriers, toujours présents, sont très différents des larves et des nymphes.

Les sexués présentent un développement uniforme en sept stades (l'imago étant le septième). Ils proviennent de larves qui, au premier stade, sont toutes semblables; ce n'est qu'après la première mue larvaire, c'est-à-dire chez les larves du deuxième stade, qu'il sera possible de reconnaître deux types d'individus : d'une part, des larves ne présentant pas d'ébauches alaires, qui sont à l'origine des neutres (ouvriers et soldats) et, d'autre part, des larves pourvues d'ébauches alaires (nymphes), qui donneront les imagos mâles et femelles. C'est au cours des mues suivantes que les ébauches se développeront de façon régulière, et que les yeux composés se différencieront; mais ces derniers ne se pigmenteront qu'au pénultième stade. La durée totale du développement est de plusieurs mois.

Les ouvriers se différencient en deux ou trois stades selon les sous-familles. Les larves, peu actives, sont incapables de se nourrir. La dernière mue, au cours de laquelle elles passent au stade d'ouvrier, entraîne des modifications faibles du point de vue morphologique, mais très importantes sur le plan physiologique et éthologique. Les ouvriers présentent un certain polymorphisme en relation avec le sexe, qui se manifeste uniquement par une différence de taille, les sujets issus de larves mâles étant les plus grands.

Les soldats se développent en deux temps, soit à partir d'une larve du deuxième stade, qui mue pour donner naissance à un soldat blanc, identique à l'imago mais ayant encore un comportement larvaire, et qui lui-même donnera, en muant, un soldat, soit à partir d'ouvriers mais toujours avec passage par le stade de soldat blanc.

Les sexués de remplacement proviennent soit de néoténiques (larves ou nymphes chez lesquelles les glandes sexuelles murissent rapidement), soit d'imagos qui acquièrent leur maturité sexuelle à l'intérieur de la colonie *(Macrotermes)*, soit encore d'ouvriers.

Chez *les termites inférieurs,* les castes sont stables surtout en ce qui concerne les pseudergates (faux ouvriers).

D'après Grassé et Noirot, jusqu'à la mue imaginale, toutes les larves auraient les mêmes potentialités. Les soldats seraient différenciés les premiers, puisqu'ils peuvent provenir de larves du stade trois. Les pseudergates dériveraient soit de larves jeunes (voie ascendante), soit de larves âgées et présentant des fourreaux alaires (voie descendante). Les néoténiques sont issus soit de larves, soit d'ouvriers. Il arrive, dans certaines conditions expérimentales, que des ouvriers donnent naissance à des soldats.

L'*interprétation du déterminisme des castes* a donné lieu à deux thèses opposées. L'une, blastogénétique, considère que la caste à laquelle appartiendra le futur termite préexiste dans l'œuf sous forme de matériel génétique, ce qui implique que la voie dans laquelle s'engagera le développement est immuable. L'autre, épigénétique, et qui prévaut actuellement, considère que tous les œufs et les larves du premier stade sont identiques, à l'exception des facteurs qui déterminent leur sexe, et que l'orientation vers l'une ou l'autre caste est déterminée par des facteurs externes. Le fait que des soldats ou même des sexués puissent provenir d'ouvriers ou de pseudergates semble confirmer cette dernière hypothèse.

Chez les termites supérieurs, en ce qui concerne la séparation entre sexués et neutres (soldats et ouvriers), c'est au plus tard pendant le premier stade larvaire que s'effectue la détermination. La différenciation de soldats à partir d'ouvriers doit s'effectuer au moment où les processus de la mue sont engagés chez l'ouvrier; ce cas exceptionnel ne semble pas se produire dans la nature. Pour les soldats issus de larves, il semble que la détermination apparaisse au troisième stade (Macrotermitinae). En ce qui concerne le remplacement des sexués, qu'ils proviennent de larves ou de pseudergates, le moment de la détermination apparaît tardivement dans le développement, ce qui infirme la théorie blastogénétique.

Il est probable que les facteurs climatiques interviennent dans le cas d'une production saisonnière de sexués. Chez des termites dont la termitière est climatiquement

stable, la transmission des informations externes ne peut s'effectuer que par les ouvriers, qui, en quêtant la nourriture ou en construisant le nid, sont les seuls individus ayant un contact avec l'extérieur. On ne sait cependant rien quant au mécanisme concret de cette transmission.

Dans une société de termites équilibrée, les proportions entre les différentes castes sont particulièrement stables ; s'il se produit une perturbation affectant le nombre des individus d'une caste déterminée (par exemple par prélèvement expérimental des soldats), l'ensemble de la termitière répond par une nouvelle production de soldats, tendant ainsi à rétablir les proportions. La société des termites est donc douée d'un remarquable pouvoir régulateur. Schématiquement, cette régulation s'effectue par la production de phéromones spécifiques de chaque caste. La « phéromone soldat », produite par les soldats d'une termitière en équilibre, inhibe le développement de nouveaux soldats. Si on supprime la caste soldat, il n'y a plus de production d'hormone, et il se produit donc une levée de l'inhibition, qui entraîne ainsi l'apparition de nouveaux soldats.

De même, en ce qui concerne la production de sexués de remplacement, il est établi qu'elle n'apparaît que dans une colonie orpheline, cette différenciation devant résulter d'une levée de l'inhibition qu'exerçaient les reproducteurs présents. Les phéromones sont transmises d'individu à individu par les fréquents contacts qu'ils pratiquent, le léchage, l'échange de nourriture, etc.

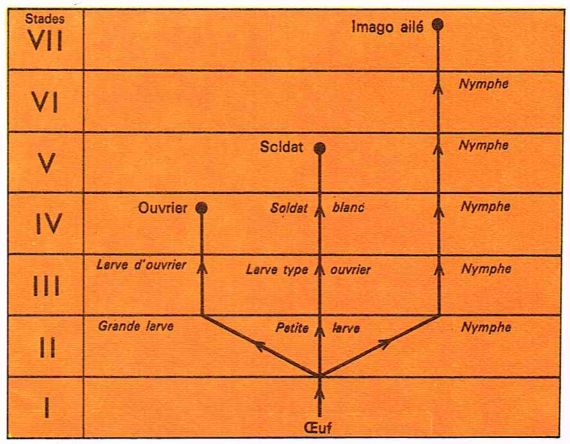
Fondation d'une nouvelle société. La production des sexués s'exerce apparemment sous l'influence de facteurs climatiques, des phéromones, du degré d'évolution de la colonie et d'autres facteurs.

Dans une colonie arrivée à maturité, lorsque la saison favorable approche (au moment de la saison des pluies sous les Tropiques ou en été dans les régions présentant des hivers rigoureux), des rassemblements d'ailés se font en divers points de la termitière. Pendant cette période d'attente, les ouvriers creusent des tunnels qui permettront, le moment venu, l'essaimage des sexués. A l'intérieur de la termitière, les ailés ne présentent aucune appétence sexuelle et sont particulièrement apathiques.

D'une façon générale, l'essaimage a lieu le soir ou à la tombée de la nuit (intensité lumineuse faible), lorsque l'air n'est pas trop agité et que la température et le degré hygrométrique sont assez élevés. Les ouvriers ouvrent alors les tunnels qu'ils avaient creusés et les ailés s'envolent. La sortie peut se faire en une seule fois ou par petits groupes. En général, le vol ne dure que peu de temps. Il s'effectue, semble-t-il, sans orientation déterminée, sur une distance qui varie de quelques mètres à quelques kilomètres. Lorsqu'ils atterrissent, les sexués sont en proie à une vive agitation, courent en tous sens, et c'est à ce moment-là qu'ils perdent leurs ailes.

L'appariement des sexués peut se faire de plusieurs façons, soit au hasard des rencontres, soit que les femelles prennent des postures d'appel, abdomen relevé *(Reticulitermes)*, ou bien qu'elles battent des ailes, posées sur un chaume de Graminée, la tête en bas, comme chez *Odontotermes*, soit, enfin, que la parade ait lieu en plein vol. Lorsqu'un mâle rencontre une femelle, il lui fait une cour qui consiste en attouchements, en mordillements ou en léchages. Si celle-ci est consentante, elle part, suivie de très près par son partenaire, avec lequel elle constitue un tandem, pour effectuer la promenade nuptiale, qui peut être de courte durée ou s'étendre sur plusieurs jours. C'est la femelle seule qui choisit l'endroit où sera creusée la chambre nuptiale, ou *copularium* ; le tandem se sépare alors et tous deux participent au creusement, qui dure un ou deux jours. Lorsque la cellule a atteint la taille du couple, l'orifice est obturé avec les déblais. Ensuite, le couple devient inactif, se mutile les antennes sur les derniers articles et c'est alors que s'effectue la copulation. La jeune reine émet un nombre d'œufs assez restreint, qui constituent la première ponte, laquelle donne naissance aux premières larves soignées et nourries par les parents. Chez les Termitidés, le couple royal ne s'alimente pas et ne peut compter que sur ses réserves pour subsister et prendre soin de sa progéniture ; ils ne seront nourris que lorsque les premiers ouvriers se seront différenciés.

Il existe deux autres modes de fondation de nouvelles sociétés, le bouturage à partir de néoténiques, comme chez *Reticulitermes*, ou la sociotomie, au cours de laquelle



G. Hodebert

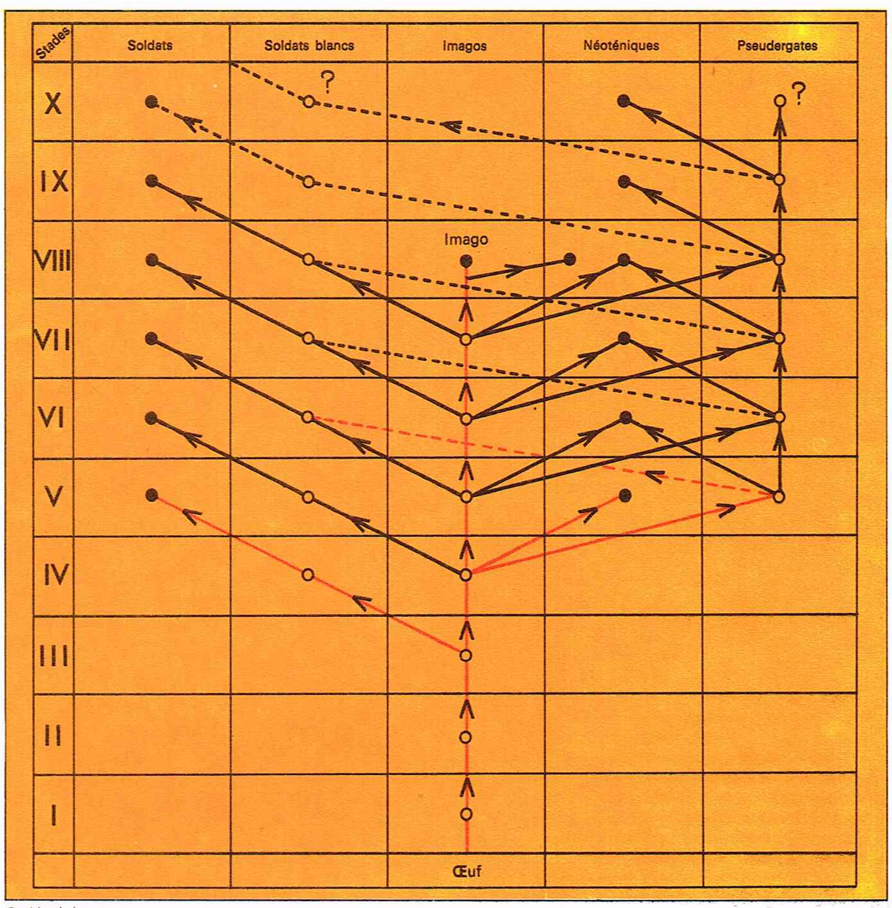
◄ ***Différenciation des castes chez un termite supérieur***
Natusitermes matangensis.

une partie de la population où toutes les castes sont représentées quitte la colonie pour fonder plus loin une nouvelle société. La croissance de la nouvelle fondation est toujours lente et la colonie n'atteint sa maturité qu'au bout de plusieurs années. D'après Grassé, la longévité d'une colonie de *Bellicositermes* pourrait atteindre 80 ans, le couple fondateur étant toujours présent.

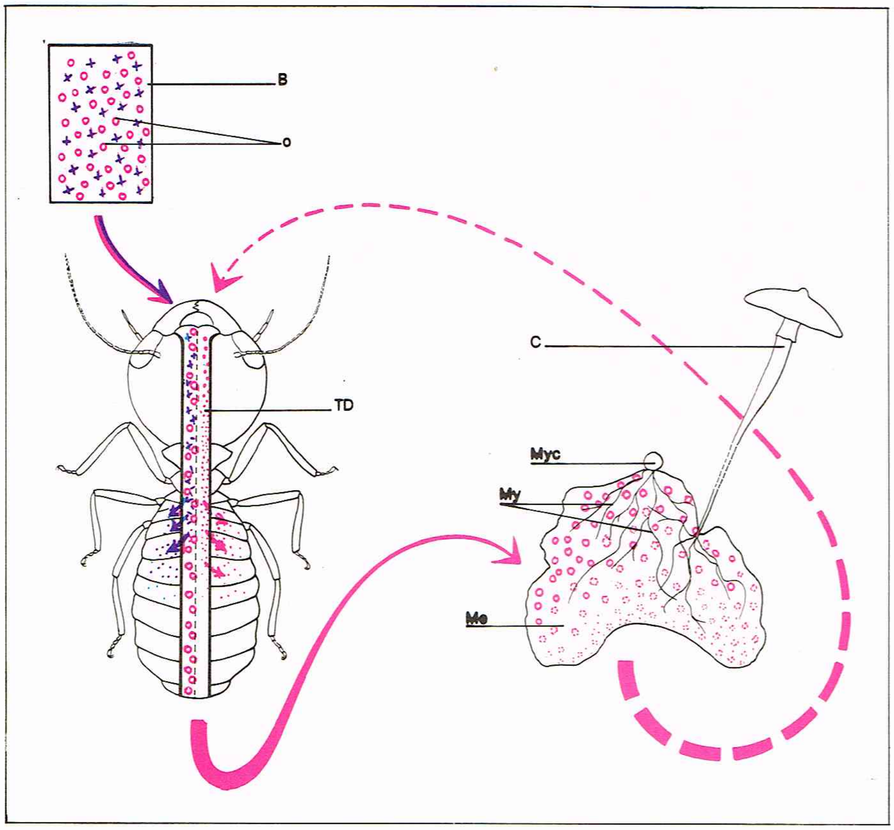
Répartition des tâches au sein de la termitière. Les sexués assurent l'accroissement de la colonie, les soldats la défendent, et les ouvriers accomplissent toutes les autres tâches.

Le *couple royal* n'a qu'une fonction reproductrice. La reine peut avoir une fécondité absolument énorme, particulièrement celle de *Bellicositermes natalensis*, et pondre plus de trente mille œufs par jour ; en relation avec cette énorme fécondité, l'abdomen est hypertrophié et la reine est incapable de se mouvoir. C'est pourquoi, elle est totalement prise en charge par la colonie ; elle est nourrie, nettoyée, et son énorme abdomen, agité en permanence par des mouvements péristaltiques, est constamment massé par les ouvriers. Ce sont ces derniers qui

▼ ***Différenciation des castes chez un termite inférieur***
Calotermes flavicollis.



G. Hodebert



G. Hodebert

▲ *Schéma de la digestion du bois chez les termites champignonnistes : B, bois ; +, cellulose ; o, lignine ; C, carpophore ; Me, meule à Champignons ; My, mycélium ; Myc, mycotête ; TD, tube digestif.*

recueillent immédiatement les œufs pondus, soit séparément, soit par paquets. Le roi accompagne la reine, et il est probable qu'il la féconde de temps en temps.

Les *soldats* défendent le territoire contre tout ennemi éventuel grâce à leurs mandibules très développées et très coupantes, particulièrement chez *Bellicositermes natalensis* ; dès qu'une brèche est pratiquée dans la termitière, ils accourent pour former des cercles défensifs autour des ouvertures, et de leurs mandibules frappent l'air en tous sens. Les soldats du type « nasuti » appartenant au genre *Cubitermes* envoient un jet de sécrétion visqueuse qui englue l'assaillant. Pourtant, même s'ils sont bien armés, l'efficacité défensive des soldats est très relative ; dans certains cas, leur nombre peut être très faible, et, étant donné qu'ils sont aveugles, ils frappent avec maladresse. Les principaux ennemis des termites sont les fourmis ; en Afrique, les *Megaponera*, les « fourmis-cadavres », sont spécialisés dans la razzia des termitières.

Les *ouvriers* assurent tous les travaux, dont les principaux sont la recherche de la nourriture à l'extérieur, l'alimentation par trophallaxie des individus des autres castes, ainsi que celle des larves, et la construction de la termitière. La quête de la nourriture peut se faire de deux façons, soit à l'air libre, soit en passant par un réseau de galeries (aériennes ou souterraines). L'alimentation des termites est composée principalement de bois, bien que certaines espèces soient plus ou moins polyphages.

Les ouvriers ne sont pas seulement collecteurs et distributeurs de nourriture, mais, selon Noirot, ils constituent un « véritable estomac collectif » et, la plupart du temps, digèrent, transforment et assimilent les matériaux bruts pour en gaver les larves et le couple royal. Les ouvriers, ne possèdant pas l'arsenal enzymatique qui leur permettrait de digérer le bois, composé essentiellement de cellulose et de lignine, « font appel », pour les aider dans cette tâche, à des micro-organismes symbiontes, Flagellés ou Bactéries qu'ils abritent dans leur tube digestif, ainsi qu'à des Champignons. Très schématiquement, on peut diviser la digestion du bois en deux parties, la dégradation de la cellulose et la dégradation de la lignine.

Les termites inférieurs hébergent, dans leur panse rectale, des Flagellés Hypermastigines qui, par une fermentation anaérobie, dégradent la cellulose, libérant ainsi des acides acétiques, propioniques et butyriques assimilables par l'Insecte.

Les termites supérieurs, en particulier les Nasutitermitinés, digèrent la cellulose grâce à une cellulase produite par l'intestin moyen. De plus, chez ces derniers, l'intestin est peuplé de Bactéries dont le rôle n'est pas élucidé. Chez les Macrotermitinés, il existe une association remarquable avec un Champignon du genre *Termitomyces*, qui joue un rôle fondamental dans la dégradation de la lignine.

Après avoir digéré la cellulose, le termite construit avec ses « fécès », constituées essentiellement de lignine non assimilable, de petits édifices à l'aspect d'éponge, les meules à Champignons. C'est dans la masse de la meule que se développe le mycélium, qui en surface produit de petites fructifications rondes et blanches, les *mycotêtes* ; et même parfois, lorsque les conditions climatiques sont favorables, après la pluie, un chapeau, ou carpophore, est émis à l'extérieur de la termitière. La dégradation de la lignine par le mycélium se manifeste par son changement de couleur entre la périphérie de la meule (lignine brune d'apport récent) et sa base (lignine claire, dégradée et ancienne). Le termite consomme la partie basale de la meule et entretient celle-ci en état de bon fonctionnement par des apports toujours renouvelés de lignine déposée à la périphérie sous forme de boulettes.

Les ouvriers nourrissent les autres individus par échange de nourriture, ou trophallaxie, s'effectuant par voie stomodéale ou proctodéale. Les échanges alimentaires par voie stomodéale véhiculent, en plus, des informations sous forme de phéromones.

Les ouvriers construisent le nid selon un mécanisme que Grassé a appelé le *stigmergie*. Chez le termite, cette construction passe par deux phases : une phase où les actes des individus ne sont pas coordonnés, au cours de laquelle les ouvriers déposent au hasard des boulettes de terre sans s'occuper de ce que font les voisins, et une seconde phase, qui intervient lorsque les boulettes sont suffisamment proches les unes des autres ; elles deviennent alors un stimulus significatif pour les ouvriers, qui édifient sur celles-ci des parois de terre ou des piliers. Pour Grassé, « le termite n'est pas le directeur de son travail, c'est celui-ci qui le guide et qui détermine ses actes ». Au fur et à mesure que la population augmente, le volume du nid s'accroît, et, de souterrain qu'il était lors de sa fondation, comme chez *Bellicositermes natalensis* par exemple, il va sortir de terre pour un soulèvement de l'ensemble, grâce aux remaniements incessants qu'apportent les ouvriers dans la construction.

La *termitière*, même celle dont les ouvriers vont chercher leur nourriture en plein air, et dont les orifices sont rebouchés après chaque sortie, réalise un système clos, isolé du milieu extérieur. Il y règne le calme et l'obscurité, l'atmosphère est confinée, l'hygrométrie relative y est élevée, toujours supérieure à 50 %. C'est par la construction d'un tel édifice que le termite adapte le milieu à ses besoins.

Grassé reconnaît dans une termitière quatre cavités principales. L'*endoécie*, ou habitacle, comprend la chambre où vit le couple royal et où se trouvent le couvain,

A. Margiocco



▶ *Chez les termites, ici* **Bellicositermes bellicosus,** *les ouvriers nourrissent les autres individus par échange de nourriture, ou trophallaxie, s'effectuant par voie stomodéale ou proctodéale.*

les réserves alimentaires ainsi que les meules de Champignons. La *périécie* se compose d'un réseau de galeries mettant l'habitacle en relation avec les sources d'aliments et de matériaux de construction. L'*exoécie*, formée d'un système de cavités, ne communique ni avec l'endoécie ni avec la périécie, mais avec l'extérieur par de larges ouvertures. La *paraécie* est un espace libre aménagé par certains termites entre leur nid hypogé et la terre environnante.

Les *nids* des termites peuvent revêtir plusieurs formes et sont construits à partir de terre ou de carton. Les nids construits dans le bois sont certainement les plus primitifs. On les trouve chez les Calotermitidés; dans ce cas, le bois sert à la fois d'abri et de source de nourriture; les nids souterrains, ou hypogés, revêtent des formes très variées et diffuses, et sont parfois simplement formés de galeries plus ou moins organisées, parfois composés de plusieurs unités de taille ovoïde reliées entre elles par la périécie *(Apicotermes)*, ou, encore compacts; ces nids peuvent aussi présenter une partie aérienne, ou épigée, dont la forme varie également : elle est en cathédrale chez *Bellicositermes natalensis*, en dôme chez *B. bellicosus*, en pain de sucre chez *Amitermes*, et en Champignon chez *Cubitermes*.

Enfin, on trouve les nids arboricoles, qui ne se rencontrent que chez les Termitidés. Ils sont toujours en relation avec la terre par des systèmes de galeries descendant le long du tronc de l'arbre. Ils peuvent être compacts ou plaqués sur les troncs, en « larmier » ou en « égouttoir ».

Les termitières hébergent beaucoup d'Insectes termitophiles, tels que des Collemboles, des Coléoptères, des Diptères, etc.

Parmi les ennemis, nous pouvons citer les fourmis, dont certaines espèces africaines du genre *Megaponera*, les « fourmis-cadavres » déjà mentionnées.

Nous donnerons ici les grandes lignes de la classification des Isoptères adoptée par Emerson en 1942 et Grassé en 1949.

Les **Mastotermitidés,** très primitifs, présentent un tarse à cinq articles. Cette famille comprend de nombreuses espèces fossiles. Actuellement, elle n'est plus représentée que par la seule espèce australienne *Mastotermes darwiniensis*, dont les femelles pondent des œufs rassemblés dans une oothèque.

Les **Calotermitidés** ont un tarse à quatre articles. Ils vivent dans le bois et n'ont pas de véritables ouvriers (pseudergates). On ne rencontre en Europe que *Calotermes flavicollis*.

Les **Termopsidés** forment une famille très hétérogène, dont les individus présentent néanmoins en commun un tarse à quatre ou cinq articles et l'absence d'ocelles.

Les **Holotermitidés** sont dépourvus d'ocelles, mais les ouvriers sont munis d'yeux composés; ces termites forment dans le sol des colonies très populeuses.

Chez les **Rhinotermitidés**, la fontanelle et la glande frontale sont toujours présentes. Leurs colonies se rencontrent dans le sol et dans le bois. Toutes les castes sont représentées. Leur répartition est mondiale. En France, *Reticulitermes lucifugus* cause de très importants dégâts dans les bois d'œuvre et les archives.

Enfin, les **Termitidés** forment la famille numériquement la plus importante. Leurs colonies sont très populeuses.

Ordre des Plécoptères

Chez les Plécoptères, ou Perlariae, les téguments sont mous, et les larves sont aquatiques.

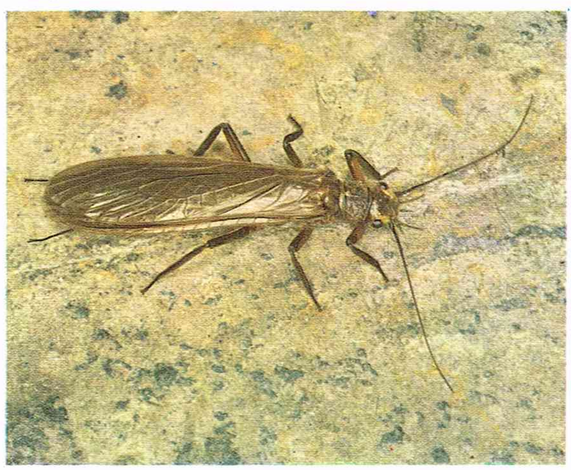
La tête est prognathe; les yeux composés sont normaux, et trois ocelles leur sont toujours associés. Les antennes sont longues, filiformes et pluriarticulées. Les pièces buccales, du type broyeur, sont fréquemment réduites et non fonctionnelles chez l'imago.

Le thorax présente trois segments bien distincts. Le pronotum est plat, et subrectangulaire; les deux autres segments portent chacun une paire d'ailes membraneuses qui, au repos, recouvrent l'abdomen. Les ailes postérieures présentent un champ anal, ou *vannus*, bien développé et plissé (type orthoptéroïde). La nervation alaire offre un grand intérêt pour la systématique. La brachyptérie est fréquente chez les mâles; au sein d'une même espèce, on peut rencontrer des mâles à ailes normales et d'autres



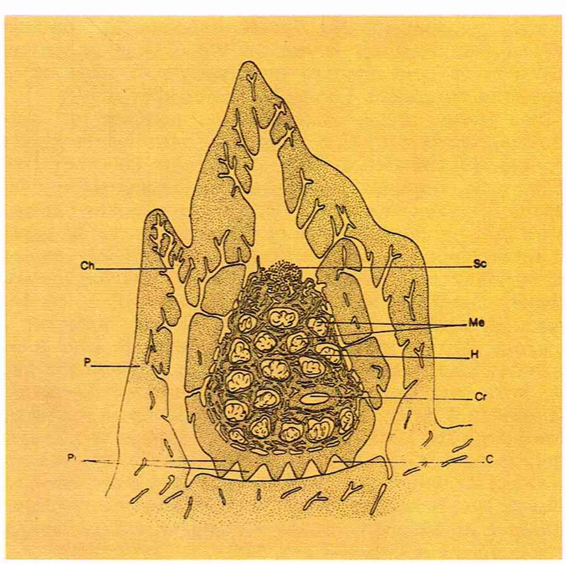
J. Legrand

▲ *Coupe de l'habitacle d'une termitière de* **Bellicositermes bellicosus.** *Le « grenier » est rempli de sciure de bois.*



I. Bucciarelli

◀ *Plécoptère du genre* **Perla.**



G. Hodebert

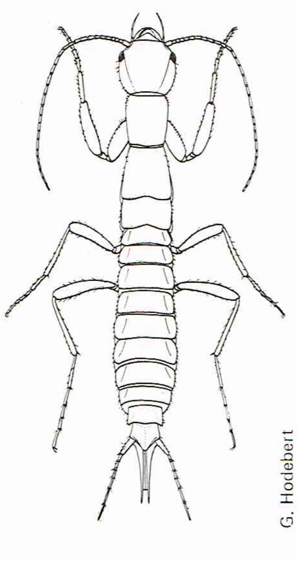
◀ *Coupe d'une termitière évoluée de* **Bellicositermes bellicosus :** *C, cave; Ch, cheminée; Cr, cellule royale; H, habitacle ou endoécie; Me, meule à Champignons; P, paroi de la termitière; Pi, piliers soutenant l'habitacle; Sc, amas de sciure de bois.*



A. Margiocco

▲ *C'est une particularité bionomique des Embioptères, ici* **Embia ramburi**, *que de vivre groupés sous des fourreaux de soie qu'ils construisent et élaborent eux-mêmes.*

▼ **Grylloblatta campodeiformis** *est une espèce fréquente dans les régions montagneuses et froides de l'hémisphère Nord.*



G. Hodebert

qui sont brachyptères. L'aptérisme total est par contre très rare. La longueur des pattes est inégale et augmente d'avant en arrière.

L'abdomen est composé de dix segments; le gonopore est situé sur le neuvième segment chez le mâle et sur le huitième chez la femelle.

Le tube digestif est assez court. La partie antérieure de l'intestin moyen porte des cæcums digestifs, et son extrémité est marquée par un grand nombre de tubes de Malpighi (jusqu'à quatre-vingts). Le système respiratoire n'a rien de particulier (deux stigmates thoraciques et huit abdominaux), malgré la persistance, chez certains imagos, de trachéo-branchies abdominales larvaires, ici non fonctionnelles. L'appareil reproducteur peut présenter la particularité d'une union de la partie antérieure des gonades. Les œufs, de forme variée, sont munis d'un chorion fréquemment ornementé.

Les larves ont une forme peu différente de celle de l'imago et sont munies de ptérothèques. En fonction de leur écologie, les larves de Plécoptères présentent de grandes convergences morphologiques avec celles des Éphéméroptères (larves pétricoles, rhéophiles).

Les larves, toutes aquatiques, fréquentent les eaux froides, rapides et bien oxygénées. On les rencontre en grande abondance dans les torrents de montagne. Elles sont, en général, mauvaises nageuses et se tiennent accrochées aux pierres (pétricoles). Leur régime alimentaire est soit carné (elles sont alors prédatrices de larves d'Éphéméroptères, de Trichoptères, etc.), soit phytophage, soit enfin mixte. Le développement larvaire est généralement lent et peut s'étendre sur plusieurs années pour les espèces les plus grandes. La mue imaginale a souvent lieu la nuit et ne dure pas plus de cinq à six minutes. Les imagos, mauvais voiliers, s'éloignent peu de leurs lieux de naissance. Pour beaucoup d'espèces, la période d'activité est crépusculaire ou même nocturne. En dehors de cette période, les Plécoptères se tiennent immobiles, cachés dans les anfractuosités de rochers, ou sous les ponts, où ils se rassemblent en grand nombre. Les espèces Holognathes sont phytophages et les Systellognathes ne s'alimentent pas. Généralement, les imagos s'accouplent et pondent peu après leur apparition.

Les Plécoptères se répartissent en deux sous-ordres, en fonction de l'importance de leurs pièces buccales.

Les *Holognathes* présentent des mandibules bien développées; ils comprennent trois familles : les Gripoptérigidés, les Némoridés et les Capriidés.

Les *Systellognathes*, à mandibules regressées et non fonctionnelles, comptent seulement deux familles, les Ptéronarcidés et les Perlidés.

Ordre des Embioptères

L'ordre des Embioptères, très homogène mais d'affinité incertaine, réunit environ cent quarante espèces de petits Insectes brunâtres, de forme allongée, ne dépassant pas 3 mm, à pièces buccales broyeuses du type orthoptéroïde et prognathes. Ils se caractérisent, en outre, par des antennes moniliformes comportant de quinze à trente-deux articles, par des tarses antérieurs dont le premier segment, hypertrophié, contient des glandes séricigènes, par des ailes presque homoneures et dépourvues de jugum, et aussi par la présence de cerques biarticulés et le plus souvent asymétriques. Seuls les mâles peuvent être ailés. Le développement est de type paurométabole. Les petits restent près de leur mère pendant les deux premiers stades juvéniles et, fait remarquable bien que non obligatoire, celle-ci leur distribue une nourriture triturée, composée de débris végétaux ou animaux. Au troisième stade, ils sont capables de sécréter de la soie et d'augmenter la toile coloniale. C'est en effet une autre particularité bionomique des Embioptères que de vivre groupés sous les fourreaux soyeux qu'ils construisent et disposent sur des substrats divers (pierres, troncs, branches, etc.). La soie est produite par les nombreuses unités glandulaires tarsales et tissée à l'aide de poils spécialisés. Les Embioptères circulent fort aisément à l'intérieur de ces fourreaux, aussi bien en avant qu'à reculons; dans ce dernier cas, il semble que les cerques jouent le rôle d'antennes.

Lucifuges, les Embioptères sortent la nuit pour se nourrir, les mâles ailés quittant parfois la colonie et d'autres y arrivant, ou y faisant retour; ce dernier point n'a toutefois pas encore été élucidé.

L'accouplement peut s'accomplir à l'extérieur des toiles; le mâle saisit alors la tête de la femelle avec ses mandibules, puis joint les genitalia. La ponte a toujours lieu dans les galeries, sans précaution spéciale, les femelles étant dépourvues d'ovipositeur, et les œufs sont souvent recouverts de déjections.

Il existe des cas de parthénogenèse; celle-ci peut être constante, comme chez *Gynembia tarsalis*, ou géographique comme pour *Haploembia solieri*. Les femelles vivent en général trois à quatre fois plus longtemps que les mâles. Des élevages ont montré que la vie collective n'était pas indispensable au bon développement de ces Insectes.

L'ordre des Embioptères comprend six familles, qui appartiennent principalement aux faunes tropicales, et ne sont représentées en Europe que dans la zone méditerranéenne et par le seul genre *Embia*.

Ordre des Notoptères

Les Notoptères sont des Insectes primitifs, paurométaboles avec une certaine tendance à l'amétabolie (les larves sont identiques aux adultes). Ils sont aptères, et leurs téguments sont très peu sclérifiés. Ils présentent des caractères intermédiaires entre ceux des Dictyoptères (pattes homonomes, à tarse de cinq articles, et cerques pluriarticulés) et ceux des Orthoptères (pièces buccales broyeuses, oviscapte bien développé, à six valves, et orifice génital femelle entre le huitième et le neuvième sternite).

Les Notoptères présentent quelques particularités biologiques. Leur preferendum thermique est très bas; ils ne supportent pas les températures supérieures à 16 °C. L'accouplement et la ponte sont séparés par un très grand laps de temps, qui peut aller jusqu'à un an. Enfin, leur durée de vie, très longue pour un Insecte, peut atteindre sept ans.

L'ordre des Notoptères, très petit, est seulement représenté par une famille, celle des *Grylloblattidés*, et deux genres, qui comprennent une dizaine d'espèces, localisées aux régions montagneuses de l'hémisphère Nord.



J. Carayon

▲ ***Grâce à leur forme et à leur couleur, les Phasmoptères se confondent souvent avec le milieu où ils vivent. Ce phasme, ou « Insecte brindille », déploie ici ses ailes.***

Ordre des Phasmoptères

Les Phasmoptères, ou Cheleutoptera, sont des Insectes de grande taille, remarquables par l'étrangeté de leurs formes et leur homochromie, qui leur permet de se confondre avec le milieu dans lequel ils vivent. On distingue, chez ces Insectes, deux types principaux, les phasmes proprement dits, ou « Insectes brindilles », au corps allongé, et les phyllies, ou « Insectes feuilles », aplatis et foliacés. Ils sont tous phytophages et de mœurs nocturnes.

Les téguments sont en général lisses et glabres, et portent fréquemment des expansions (épines ou lobes) qui peuvent prendre un développement extraordinaire. Les Phasmoptères sont proches des Orthoptères, mais en diffèrent par des pattes postérieures non adaptées au saut, des tarses à cinq articles, et un organe copulateur réduit, qui rappelle plutôt celui des Dictyoptères.

La tête est légèrement prognathe, et les pièces buccales sont de type broyeur. Les antennes sont filiformes, de longueur variable et pluriarticulées. Les yeux sont généralement petits et les ocelles sont présents surtout chez les formes ailées.

Les trois segments thoraciques ont des proportions constantes et caractéristiques. Sur le prothorax, toujours court, à pronotum carré, débouchent, souvent aux angles antérieurs, deux orifices glandulaires; le mésothorax peut être de longueur variable, mais il est toujours plus long que les deux autres segments; le métathorax est soudé postérieurement au premier tergite abdominal en un segment appelé *segment médiaire*. Le thorax porte trois paires de pattes homonomes, longues et grêles. Les fémurs antérieurs présentent une base munie d'une encoche, de telle sorte que, lorsque les pattes sont étendues en avant, ils entourent la tête. Les tibias sont munis d'un organe auditif comparable à celui des Ensifères mais plus petit. Les tibias postérieurs portent une carène médiane, dont la forme est un caractère important pour la classification du groupe. Le tarse est composé de cinq articles, dont le dernier porte deux griffes et un arolium. Chez les formes ailées, les ailes antérieures, ou élytres, ou encore tegmina, sont plus courtes que les ailes postérieures (sauf chez les phyllies), et sont rarement fonctionnelles.

L'abdomen, long et frêle chez les phasmes et très élargi chez les phyllies, comporte dix segments bien visibles. Chez le mâle comme chez la femelle, son extrémité présente un dimorphisme sexuel marqué. Chez le mâle, le neuvième sternite, ou plaque sous-génitale, est de forme très variable, et le dixième segment a un tergite enveloppant et peut être muni ventralement d'un important crochet, ou vomer sous-anal. Les cerques peuvent être différenciés en un organe préhensile. Il n'y a pas de pénis proprement dit, mais un organe copulateur très asymétrique, formé de pièces membraneuses plus ou moins sclérifiées (type blattiptéroïde). Chez la femelle, il existe un organe préoperculaire, porté par le septième sternite, et une plaque, ou opercule, dans lequel se loge l'oviscapte, constitué de six valves.

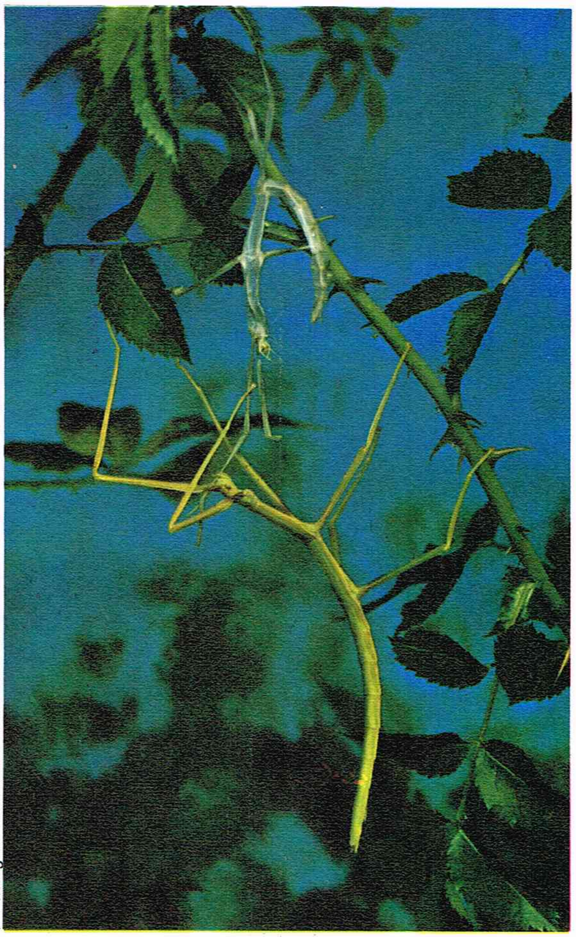
Les glandes salivaires, composées chacune d'un grand lobe dorsal et d'un petit lobe latéral, s'étalent le long des deux premiers segments thoraciques. L'appareil digestif, simple, en forme de tube allongé, ne possède pas de gésier, et compte un grand nombre de tubes de Malpighi. Le début de l'intestin postérieur contient des bandes glandulaires.

L'appareil génital mâle est caractérisé par la forme allongée des testicules et des vésicules séminales, par un canal éjaculateur impair très court et par quelques glandes annexes tubulaires. Chez la femelle, les gaines ovigères, en nombre variable, sont espacées et libres; chacune est terminée par un ligament suspenseur très long. Le tractus génital comporte une bourse copulatrice située à la face dorsale de l'utérus, flanquée de chaque côté d'une spermathèque supplémentaire et de deux volumineuses glandes annexes.

Chez beaucoup d'espèces, la reproduction est parthénogénétique et thélytoque, les mâles étant rares (un pour mille femelles chez *Carausius morosus*) ou inconnus. Chez d'autres espèces, la reproduction sexuée et la parthénogenèse coexistent.

Lors de la reproduction sexuée, le mâle saisit la femelle au niveau de la plaque préoperculaire, à l'aide de la pince formée par le dixième tergite et le vomer. Il émet un petit

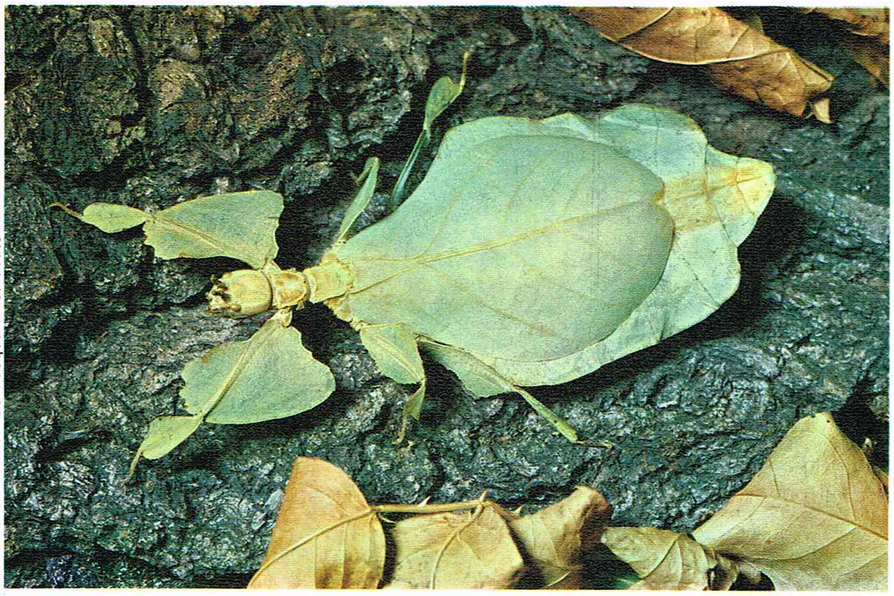
▶ *Un phasme,* Bacillus rossius, *venant de muer; l'exuvie est accrochée au-dessus de l'Insecte.*



A. Margiocco

spermatophore sphérique, qu'il introduit dans les voies femelles. L'accouplement est très long. Les œufs peuvent être pondus dans le sol, collés sur un support, ou encore projetés à une certaine distance. Ils sont munis d'un opercule et présentent des formes et une ornementation très variables suivant les espèces. Le développement embryonnaire est lent, avec ou sans diapause. A l'éclosion, l'opercule s'ouvre et laisse sortir une larve qui a déjà subi une mue à l'intérieur de l'œuf. Le développement postembryonnaire s'effectue en cinq à huit mues, auxquelles s'ajoute une mue supplémentaire chez les femelles. La larve ne diffère de l'imago que par la taille, le nombre d'articles antennaires, l'extrémité abdominale et le développement des ailes.

▼ *Par la forme aplatie de son corps et la nervation de ses élytres, la phyllie (Phasmoptère Phyllidé) rappelle une feuille.*



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

Mimétisme et homochromie. Les phasmes sont cités comme les exemples les plus remarquables d'Insectes protégés par une homotypie copiante. Ils présentent une ressemblance étonnante avec leur environnement, qu'il s'agisse des formes allongées (*Carausius, Baccilles,* etc.), qui miment les brindilles, ou des espèces au corps aplati, garni d'expansions foliacées *(Phyllium).* Ils se confondent d'autant mieux avec leur milieu qu'ils se déplacent très lentement et peuvent rester très longtemps immobiles. De plus, beaucoup de Phasmoptères peuvent changer de couleur, soit de façon définitive, une même espèce pouvant présenter une forme brune ou une forme verte, soit de façon réversible, et suivant un rythme nycthéméral; ainsi, *Carausius* revêt une coloration sombre la nuit et claire le jour. Lorsqu'il s'agit de changements irréversibles, ces modifications de couleur sont dues soit à une destruction, soit à une formation de pigments; lorsqu'il s'agit de changements réversibles, elles sont provoquées par des migrations de pigments à l'intérieur des cellules épidermiques; ces phénomènes sont sous le contrôle du système nerveux central.

L'*autotomie* d'un ou de plusieurs appendices est fréquente chez les phasmes; elle s'effectue dans une région bien localisée (articulation du trochanter et du fémur) où existent des dispositifs morphologiques spéciaux, tels que des amincissements de la cuticule et la présence de diaphragmes hémostatiques et d'un appareil déclencheur de l'amputation réflexe *(Carausius).* Les appendices autotomisés régénèrent chez les larves au cours des mues suivantes, mais jamais chez l'adulte, ils sont alors plus simples et présentent un nombre d'articles tarsiens réduits. Chez *Carausius,* on a pu voir repousser une patte à la place d'une antenne amputée.

Grâce à un élevage facile dû à leur grande rusticité, à une reproduction parthénogénétique et à leur grande taille, les phasmes fournissent un matériel de choix pour les expériences de greffes et d'ablations diverses.

Les Phasmoptères sont des Insectes des régions chaudes, répartis en deux groupes et sept familles.

Les *Aérolates* ont des tibias intermédiaires et postérieurs à carène médiane interne, divisée à l'apex et formant une aire triangulaire. Ils comprennent quatre familles, les Phyllidés, les Bacillidés, les Pseudophasmidés, et les Timémidés.

Les *Anaérolates* ont des tibias intermédiaires et postérieurs à carène interne, continue jusqu'à l'extrémité. Ils sont divisés en trois familles, les Lonchodidés, les Phasmidés et les Nécrosciidés.

Ordre des Orthoptères

Les Orthoptères forment un ordre très important, réunissant plus de quinze mille espèces, à répartition mondiale mais à prédominance intertropicale et dont certaines sont une menace constante et considérable pour les cultures.

La forme du corps est généralement allongée, la tête orthognathe ou parfois opisthognathe, l'appareil buccal broyeur, aux mandibules particulièrement robustes.

Les ailes, comparables à celles des Dictyoptères, sont tectiformes; les ailes antérieures sont étroites et tegminisées, les postérieures sont très larges avec un jugum repliable.

Les deux premières paires de pattes sont marcheuses, la troisième, plus longue, aux cuisses souvent très musclées et aux tibias terminés par des crampons, est conformée pour le saut. Les tarses comportent trois ou quatre articles, très rarement deux.

L'abdomen, subcylindrique, à dix segments visibles, est pourvu de cerques uniarticulés et se termine chez les femelles par un organe de ponte externe. Les Orthoptères présentent souvent des appareils stridulants et des organes auditifs particuliers. La fécondation s'effectue par l'intermédiaire d'un spermatophore et le développement postembryonnaire est de type paurométabole; l'Orthoptère nouveau-né passe d'abord par un court stade vermiforme pendant lequel, encore « emmailloté » dans sa cuticule embryonnaire, il se faufile hors du substrat où l'œuf a été déposé; arrivé à l'extérieur, il termine la première mue, libère ses pattes et devient un jeune du premier stade. Les ptérothèques, qui se développent au cours des stades successifs, effectuent un curieux

retournement lors des dernières mues juvéniles : les ailes antérieures venant s'appliquer sur les tergites et les postérieures les recouvrant; les jeunes sont dits alors anastréphoptères. La mue imaginale rétablit la position normale des ailes.

Les Orthoptères se subdivisent en deux sous-ordres bien distincts et d'égale importance : les Ensifères et les Caelifères.

Sous-ordre des Ensifères

Les Ensifères, plus connus sous les noms de grillons et de sauterelles, sont immédiatement reconnaissables à leurs longues antennes filiformes et à la tarière des femelles : l'ovipositeur étant développé en lame de sabre ou de faucille.

La tête est pourvue d'yeux hémisphériques plutôt petits, composés d'ommatidies eucônes, auxquels s'ajoutent trois ocelles chez les grillons et, souvent, deux seulement chez les sauterelles.

Le thorax est muni d'un pronotum robuste cachant les pleures. Les Ensifères sont typiquement ailés. Les élytres, dont la nervation et la conformation générale sont variables d'une famille à une autre, sont cependant toujours plus étroits et durcis que les ailes qu'ils recouvrent au repos.

A côté des espèces macroptères, coexistent de nombreuses formes brachy-, micro- et même aptères. Chez le mâle, une partie au moins de l'élytre est transformée en un appareil sonore. Les organes de l'audition se trouvent dans les tibias antérieurs, près de l'articulation avec le fémur.

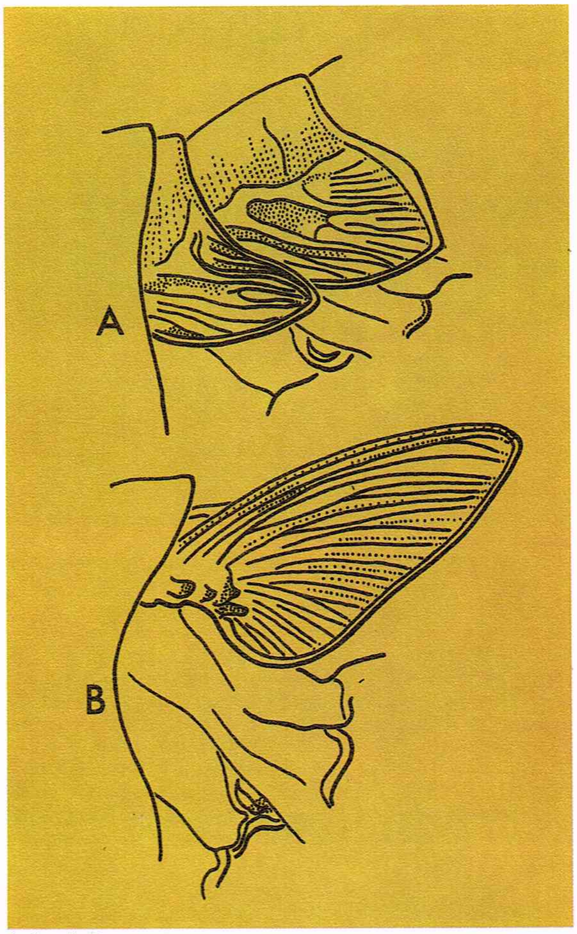
La tarière, parfois très longue, se compose de six valves : deux supérieures, deux inférieures et deux internes; ces dernières sont très courtes et membraneuses, notamment chez les grillons.

Les grillons ont un tégument plutôt velu alors que les sauterelles sont à peu près glabres. La coloration apparaît aussi très différente dans les deux groupes : les teintes vertes, extrêmement rares chez les premiers, sont presque une règle pour les dernières.

Les Ensifères constituent un phylum fort ancien; les formes du Primaire présentent beaucoup de traits communs avec les Ensifères actuels. Ces derniers vivent surtout en solitaires; certains sont nocturnes et hygrophiles, tandis que d'autres sont diurnes et héliophiles. Les formes souterraines, cavernicoles, déserticoles, semi-aquatiques, cespiticoles (qui vivent dans les touffes), arboricoles et myrmécophiles, etc., sont fréquentes et peuvent se rencontrer à l'intérieur d'une super-famille, comme le montrent les sauterelles gryllacridiennes qui présentent de nombreuses adaptations structurales en relation avec leurs modes de vie. Même parfaitement ailés, les Ensifères, sauf rares exceptions, volent peu et mal et ils se déplacent surtout en marchant.

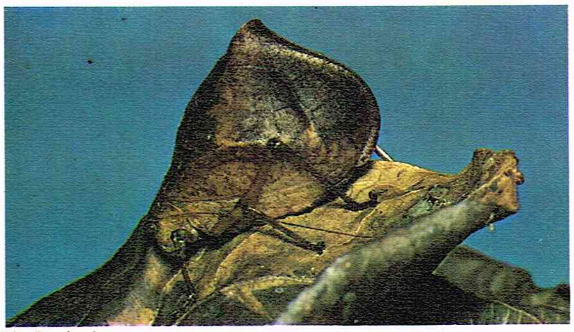
Le régime alimentaire, chez les Ensifères, est également très varié avec, aux extrêmes, les phytophages stricts et les carnassiers, les uns et les autres pouvant là encore coexister dans un même groupe, comme c'est le cas chez les Tettigonioïdes; des structures adéquates comme les épines-broches aux pattes antérieures des Listroscelines distinguent souvent les prédateurs.

Cette diversité se retrouve dans la conformation des appareils stridulants, quoique l'on puisse classer ces derniers en deux catégories : le type *fémuro-abdominal*, propre aux Gryllacridides, comprenant une crête stridulatoire fémorale venant frotter contre les denticules des urotergites II ou III, et chez les autres Ensifères, le type *élytro-élytral* où la nervure spécialisée d'un élytre vient jouer sur une partie non moins élaborée de l'autre. Les grillons ont les deux élytres pareillement modifiés tandis que chez les sauterelles, le gauche porte la crête stridulatoire qui fait vibrer le miroir différencié sur le droit. D'une façon très générale et hormis chez les Gryllacridides, l'appareil sonore n'est bien développé que chez les mâles; cependant certaines femelles Tettigonioïdes peuvent émettre des sons, plus faibles, à l'aide de dispositifs différents, comme les serratules du champ anal de l'élytre droit par exemple. Exceptionnellement, chez les éphippigères, mâles et femelles possèdent des élytres de conformation identique et produisent des stridulations équivalentes. Les éphippigères utilisent leur appareil sonore le jour mais la plupart des Ensifères stridulent la nuit.



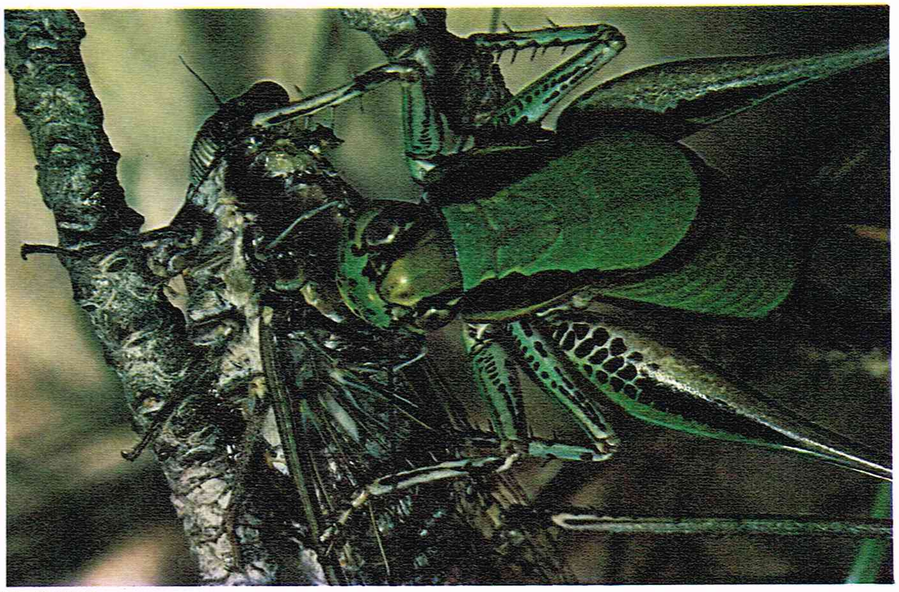
J. Boudinot

◀ ***Positions relatives des fourreaux alaires, au cours du développement dit anastréphoptère des Orthoptères : A, durant les premiers stades; B, durant les deux derniers stades juvéniles (d'après Wintrebert).***


M. Boulard

◀ **Corycoides abruptus** ***est un Ensifère d'Afrique centrale qui ressemble d'une façon extraordinaire à une feuille morte.***

▼ ***Une sauterelle carnassière,*** **Pholidoptera schmidti (P. chabrieri),** ***ayant attaqué un Homoptère et le mangeant.***


M. Boulard

Cette activité, si particulière, qui exerce un pouvoir attractif sur les femelles et exprime le besoin sexuel, ne peut s'effectuer pleinement que dans des conditions ambiantes définies, où la température et le taux d'humidité tiennent une place importante. Des mouvements de balayage effectués par les pattes antérieures permettent à ces Insectes, en orientant leurs tympans tibiaux, de localiser les sons. La stridulation est le premier acte qui précède la rencontre des sexes et on a distingué chez les mâles plusieurs sortes de chants, que l'on peut rapporter schématiquement à trois types principaux : « l'appel » des mâles sexuellement mûrs, « la cour », qui s'entend quand la femelle arrive dans le champ visuel du mâle, et la stridulation de rivalité, intervenant lorsque deux mâles sont au voisinage l'un de l'autre. A ces trois types il faut ajouter, pour certaines espèces, un chant de « triomphe » précédant immédiatement la copulation et aussi, pour bon nombre de sauterelles, ce que l'on peut appeler la stridulation de « consentement », émise pendant une période très brève, lorsque la femelle est prête à accepter le mâle. Il existe parfois chez les mâles des genres *Oecanthus* et *Troglophilus*, par exemple, des glandes dorsales analogues à celles des blattes, qui sécrètent des substances aphrodisiaques pour les femelles.

L'accouplement se pratique selon deux modes préférentiels : le chevauchement, le mâle se glissant sous la femelle (courtilières et grillons) et l'opposition, où le mâle saisit l'ovipositeur de la femelle, sa tête en regardant l'extrémité, puis joint son apex abdominal à celui de sa partenaire. En général les Ensifères copulent plusieurs fois et les grillons davantage que les sauterelles.

La ponte s'effectue dans le sol, dans ou sur les plantes, au moyen de la tarière amenée dans une position perpendiculaire au substrat, ou bien encore — chez les courtilières et chez beaucoup de grillons —, les œufs sont déposés dans des terriers. S'agissant de ponte endophyte, les œufs peuvent être introduits isolément ou en groupe dans des ramilles ou même des branches *(Pholidoptera, Ephippiger, Oecanthus)* mais de nombreuses Phanéroptérines insèrent leur ponte, œuf par œuf, dans l'épaisseur même des feuilles alors attaquées par la tranche du limbe ; les *Tylopsis* coincent leurs œufs sur les Graminées, entre la tige et la gaine foliaire. D'autres, tels les *Microcentrum* américains et certaines espèces africaines, se contentent de coller les œufs sur des brindilles. Le cheminement des œufs se fait par protraction et par rétraction des valves moyennes et grâce à des structures de surface complémentaires — bien mises en évidence par Y. Leroy —, portées, les unes par la face interne des valves (ce sont alors de multiples excroissances cuticulaires pluridentées orientées vers l'arrière), les autres par le chorion (dans ce cas, des microdépressions donnent prise aux excroissances précédentes et empêchent tout retour en arrière). Les œufs d'Ensifères sont des ovoïdes plus ou moins allongés et parfois aplatis (Phanéroptérines) ; le nombre des micropyles varie de deux à une dizaine. La quantité pondue, variable selon les espèces, paraît en moyenne plus élevée chez les grillons (environ cinq cent cinquante) que chez les sauterelles (cent quatre-vingts). La parthénogenèse existe, mais elle est rare et d'ordre géographique ; les cas les mieux connus sont, parmi les sauterelles, celui de *Saga pedo*, agame dans le sud de la France et bisexué en Grèce et, parmi les grillons, celui des *Myrmecophila* dont les mâles, rarissimes en Europe centrale, se rencontrent fréquemment dans le Sud. La durée d'incubation est fonction des conditions extérieures, en particulier de la température. La plupart des Ensifères des régions tempérées ont un cycle annuel à une génération et présentent une diapause embryonnaire hivernale.

L'éclosion de l'œuf se fait le long d'une ligne de moindre résistance du chorion et, dans bien des cas, la rupture est facilitée par une minuscule lame dentée, placée sur le front des jeunes sauterelles et des courtilières, ou sur le labre des petits grillons. Le nombre des mues de croissance varie de cinq à huit chez les premières et peut atteindre ou dépasser la dizaine pour les seconds.

Les Ensifères comprennent quatre super-familles : les Prophalangopsoidea, les Tettigonioidea, les Gryllacridoidea et les Grylloidea.

Super-famille des Prophalangopsoidea

Les Prophalangopsoidea sont les plus archaïques des Orthoptères vivants. On ne connaît que deux genres actuels pour une dizaine de fossiles datant principalement du Jurassique. Ils ont trois ou quatre articles aux tarses et représentent sans doute un rameau relicte très proche de la souche qui fut l'origine des autres Ensifères.

Super-famille des Gryllacridoidea

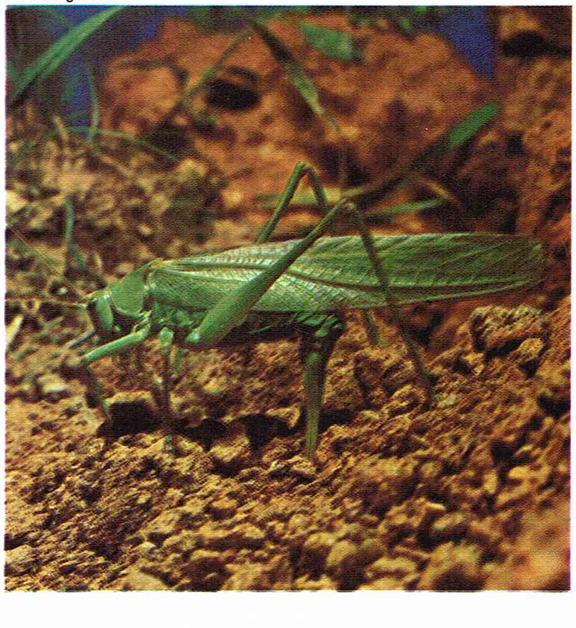
Les Gryllacridoidea se reconnaissent principalement à leurs tarses à quatre articles, à leurs cerques longs et flexibles, à l'absence de système stridulant sur leurs élytres et, corrélativement dans ce dernier cas, de tympans tibiaux. Cette super-famille, qui rassemble environ mille espèces essentiellement intertropicales, n'est représentée en Europe que par quelques formes cavernicoles. Elle comprend six familles dont trois principales.

Les **Gryllacrididae** présentent des particularités biologiques dignes d'intérêt : ces redoutables sauterelles carnassières (elles sont insectivores) ont des mandibules saillant en faucille, parfois hyper-développées comme chez les *Schizapterus* malgaches. Arboricoles et nocturnes, elles capturent et maintiennent leurs proies avec leurs pattes antérieures qui sont armées de fortes épines. Beaucoup se réfugient le jour dans des anfractuosités naturelles ou qu'elles aménagent à l'aide de leurs pièces buccales. Certains *Gryllacris* de Java et un *Camptonotus* nord-américain construisent des abris en assemblant des fragments de feuilles enroulés qu'ils fixent avec des fils de soie salivaire : ces comportements sont à peu près uniques chez les Orthoptères.

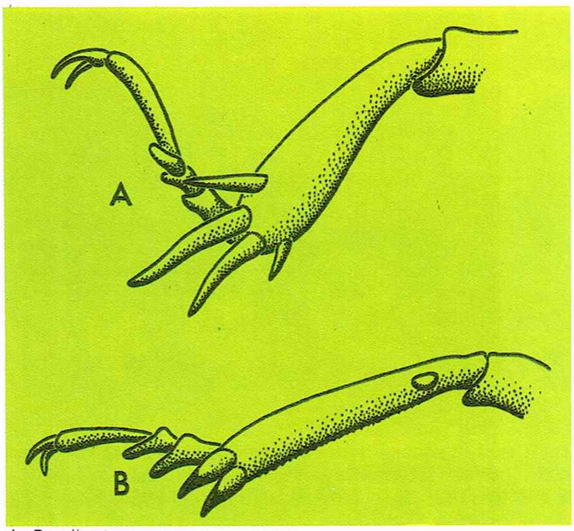
A. Margiocco



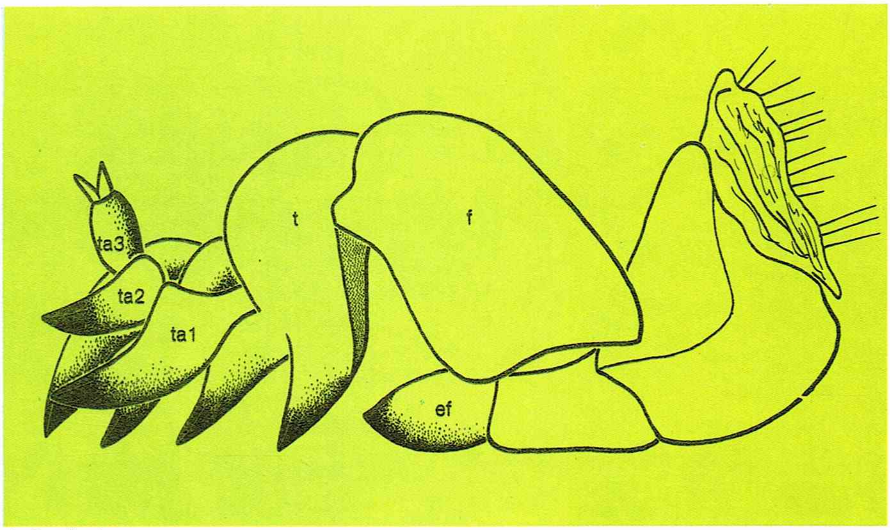
A. Margiocco



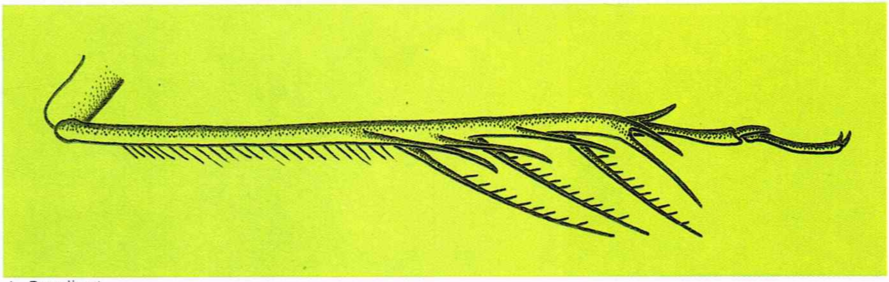
▶ *L'ovipositeur en forme de lame de serpe de* Phaneroptera nana *(à gauche) est bien adapté au dépôt des œufs dans l'épaisseur des feuilles. La sauterelle verte,* Tettigonia viridissima *(à droite), dépose ses œufs dans le sol; on peut remarquer la forme et la position de la tarière.*



J. Boudinot



J. Boudinot



J. Boudinot

▲ ***Quelques types particuliers de pattes d'Ensifères. En haut à gauche, A, patte antérieure fouisseuse portant de forts dactyles tibiaux, de* Stenopelmatus talpa. *B, patte antérieure à peine modifiée des* Brachytrypes *(d'après Chopard). En haut à droite, patte antérieure très adaptée au fouissement de la courtilière : f, fémur; ef, éperon fémoral; t, tibia muni de dactyles puissants; ta 1, ta 2, ta 3, les trois articles du tarse également transformés pour creuser (schéma original). En bas, tibia de la patte postérieure du grillon aquatique,* Hydropedecticus vitiensis *(d'après Chopard).***

La famille des **Raphidophoridae** ne comprend que des espèces aptères, le plus souvent troglobies et dont les appendices apparaissent démesurés; les palpes maxillaires comptent même six articles chez les *Dolichopoda*, ce qui est tout à fait exceptionnel. Les *Troglophilus* d'Europe centrale existaient autrefois dans nos régions comme l'attestent des gravures magdaléniennes découvertes dans l'Ariège.

La dernière famille présentée ici est celle des **Stenopelmatidae**, qui comprend de remarquables sauterelles subaveugles, souvent aptères, au corps épais, et dont la plupart vivent dans des galeries souterraines qu'elles creusent à l'aide de leurs tibias antérieurs grandement modifiés à cet effet : ils sont courts et larges, et terminés par des crocs puissants. Les *Stenopelmatus* d'Amérique centrale et les *Oryctopus* aux Indes sont les mieux connus.

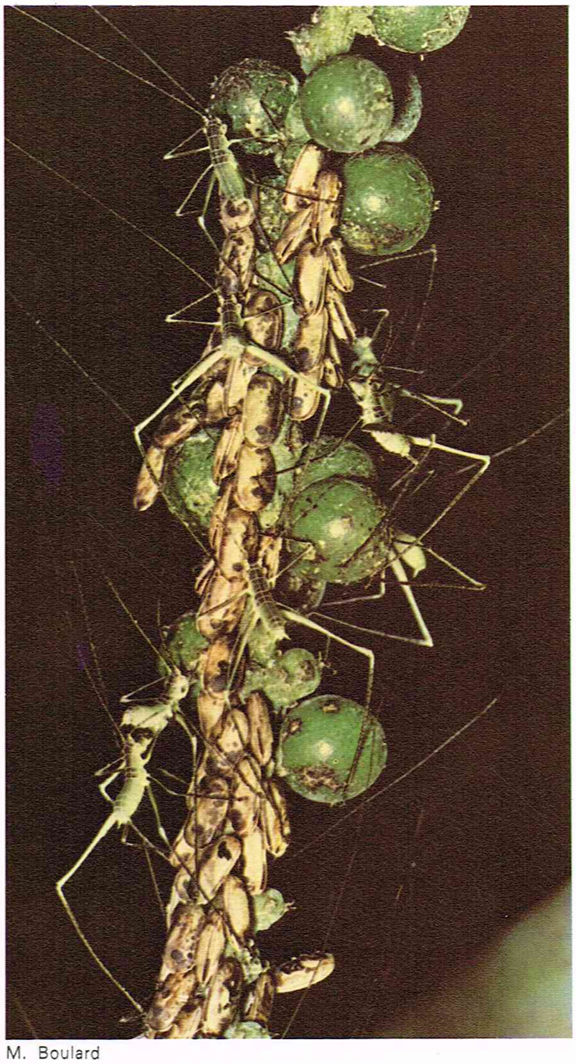
Super-famille des Tettigonioidea

Les Tettigonioidea diffèrent des groupes précédents par la présence d'un appareil stridulant sur les élytres, de tympans sur les tibias antérieurs et par leurs cerques courts et non flexibles jouant plus ou moins le rôle de pinces lors de l'accouplement. Ce groupe très important, comprenant sept mille cinq cents espèces réparties dans le monde entier, est divisé en onze familles dont six sont présentées ici.

Celle des **Ephippigeridae** réunit des individus lourds et ventrus, de couleurs souvent vives, à pattes postérieures faibles, tous brachyptères ou même aptères. Quand ils existent, les élytres, chez les mâles et les femelles, sont vestigiaux et plus ou moins cachés sous le pronotum.

L'ovipositeur est développé en forme de sabre chez les *Ephippigerinae*, assez réduit chez les *Heterodinae*. Terricoles ou arbusticoles, les Ephippigeridae se nourrissent de feuilles, de jeunes pousses diverses, voire de fruits; certaines espèces peuvent être nuisibles, en particulier pour la vigne (différentes espèces d'*Ephippiger*). Les *Heterodinae* se rencontrent en Afrique, les *Eugaster* dans le Nord et les *Cosmoderus* dans la zone intertropicale, les uns et les autres présentent un pronotum très caractéristique, développé en un fort bouclier bordé d'épines impressionnantes ; les *Eugaster* sont réputés pour leur autohémorrhée, saignée réflexe jaillissant d'entre les articulations de la hanche et du trochanter; les *Cosmoderus* quant à eux portent un éperon céphalique entre la base des antennes.

Au contraire des Ephippigeridae, les **Phaneropteridae**, qui ont pour type le *Phaneroptera falcata* européen, sont de gracieux Insectes caractérisés par leurs tarses I et II lisses sur les côtés et leurs ailes postérieures qui dépassent les ailes antérieures. Chez les espèces exotiques, comme *Pycnopalpa*, ces dernières présentent souvent des taches qui ressemblent très fortement à des moisissures et sont parfois homomorphes à des feuilles que des chenilles auraient entamées. Remarquables entre toutes, certaines espèces sont douées d'un étrange mimétisme : ainsi les jeunes *Leptoderes* ressemblent très étroitement, d'abord à des cicindèles du genre *Collyris* puis,



M. Boulard

◀ ***Jeunes phanéroptères d'Afrique centrale venant d'éclore; la mère a collé ses œufs sur la hampe d'une inflorescence de poivrier, empêchant ainsi la nouaison de la plupart des baies.***



M. Boulard

▲ **Cosmoderus erinaceus,** *gros Orthoptère de la famille des Ephippigeridae très remarquable par son pronotum bordé d'épines impressionnantes et par sa corne frontale; il vit en Afrique tropicale.*

plus âgés, à d'autres du genre *Tricondyla*, tandis que les adultes sont phyllomorphes.

La famille des **Pseudophyllidae,** également riche en formes mimétiques, diffère de la précédente par la possession de tarses sillonnés et d'élytres plus longs que les ailes. Les organes auditifs s'ouvrent à l'extérieur par des fentes tibiales. Certaines de ces sauterelles, les *Sathrophyllia,* se confondent avec les écorces lichéniques et d'autres, surtout les *Pterochrozes* des zones tropicales de l'Amérique du Sud, portent des élytres en forme de feuilles plus ou moins rongées par des phytophages, et souvent envahis par des Champignons.

Chez les **Mecopodidae** les tympans sont entièrement visibles. On trouve dans cette famille les plus grandes sauterelles, les *Pseudophyllanax giganteum* de Nouvelle-Calédonie dont les femelles atteignent 15 cm de longueur et une largeur de 5 cm aux élytres. Les mâles, nettement plus petits, sont dotés de l'appareil stridulant classique mais les femelles, dont la nervation médiane des ailes postérieures est serratulée (c'est-à-dire munie de petites dents non articulées), et le champ médio-cubital transformé en miroir, sont capables de cliqueter. Prennent place aussi parmi les Mecopodidae des espèces étranges, comme *Acridoxena hewaniana* et *Corycoides abruptus,* tous deux d'Afrique centrale, vivant dans la litière forestière où ils se confondent avec les feuilles mortes dont ils empruntent la couleur, mais aussi l'aspect grâce à leurs élytres déchiquetés, recroquevillés, ou enroulés.

Les familles des **Conocephalidae** et des **Tettigoniidae** présentent en commun des formes allongées, non mimétiques mais souvent homochromes, pourvues de fentes tibiales auditives et diffèrent l'une de l'autre par l'épine que seuls les Tettigoniidae possèdent aux tibias antérieurs. L'espèce française représentative des Conocephalidae est l'*Homocoryphus nitidulus*, bel Insecte de 5 cm, graminicole et remarquable dans l'application qu'il met à passer inaperçu en s'appliquant sur les tiges ou en se cachant derrière elles. Les *Listrocelinae* tropicaux, déjà cités, appartiennent à ce groupe. Les Tettigoniidae se divisent en trois sous-familles comprenant un grand nombre d'espèces répandues à travers le monde. On peut citer pour la France la sauterelle verte, *Tettigonia viridissima,* espèce arboricole qui pond dans le sol; parmi les *Decticinae, Decticus albifrons,* le dectique, et *Pholidoptera schmidti,* le pholidoptère, qui préfèrent les broussailles, et parmi les *Saginae, Saga pedo,* la magicienne dentelée, aptère, qui vit à terre ou dans les buissons et est considérée comme le plus grand Insecte européen (10 cm).

Super-famille des Grylloidea

Les Grylloidea regroupent quatre familles principales, caractérisées par leurs tarses triarticulés, le dispositif stridulatoire qui occupe chez le mâle toute la partie dorsale des élytres et leurs cerques longs et souples.

Les **Gryllidae** comptent mille cinq cents espèces à répartition mondiale. Dans son ensemble, leur morphologie est celle, bien connue, du grillon des champs, *Gryllus campestris*. La tête globuleuse prend parfois des proportions gigantesques chez *Brachytrypes megacephalus* ou se prolonge d'une mitre chez *Sciobia ambiqua;* ces deux espèces sont nord-africaines; une seule nervure divise le miroir des élytres et la teinte dominante est le brun-noir.

La plupart des grillons vivent dans des terriers qu'ils creusent avec leurs pattes antérieures, d'ailleurs peu modifiées. Pendant les nuits chaudes et orageuses, ils émettent des sons intenses. Le grillon champêtre et le grillon géant, *Brachytrypes membranaceus*, qui atteint 55 mm et vit en Afrique tropicale, stridulent sur le seuil de leur demeure faite d'un couloir donnant accès à une logette d'habitation. Mais c'est dans les maisons qu'on entend le chant plaisant de l'espèce domestique *Achaeta domestica*. Certains grillons asiatiques, aux stridulations très mélodieuses, occupent une place importante dans la poésie orientale. *Homoegryllus japonicus*, le plus apprécié en Chine comme au Japon, est appelé « clochette d'or » et on a construit pour lui de jolies petites cages en jade dont certaines sont de véritables œuvres d'art. Dans ces pays, on élève également des « grillons de combat ». A la suite d'un dressage approprié, les mâles, notamment ceux d'*Achaeta domestica,* peuvent devenir très batailleurs et se livrer à des combats acharnés, suivis avec passion, et objets d'enjeux parfois considérables. Un grillon fameux, surnommé « Gengis Khan », aurait rapporté près de 400 000 F à son propriétaire.

Les grillons se sont adaptés à de nombreux types d'habitats. On trouve, en Afrique, des espèces troglobies comme *Speluncacris lucifuga* et *S. microps* dont les pattes sont longues et les yeux réduits. Certains *Bothriophylax* d'Asie centrale sont étroitement inféodés aux terriers des Rongeurs et ne peuvent vivre plus de quelques heures à l'extérieur. Un grillon des îles Fidji, *Hydropedeticus vitiensis,* se déplace d'habitude sur l'eau des torrents, à la manière des Hémiptères du genre *Gerris;* d'autres affectionnent les rivages marins dans la zone de déferlement des vagues; c'est le cas pour *Mogoplistes squamiger* des îles atlantiques et méditerranéennes.

J. Boudinot



▶ **Pseudophyllanax giganteum,** *la plus grande sauterelle du monde, mesure 15 cm de longueur et ses élytres atteignent 5 cm de largeur; cette espèce est originaire de la Nouvelle-Calédonie.*



A. Margiocco

La famille des **Myrmecophilidae** groupe des grillons minuscules ne dépassant pas 2 à 4 mm, de couleur sombre, aptères, aux pattes postérieures puissantes et qui vivent en commensaux des fourmis dans les régions tempérées ou subtropicales.

Les **Gryllotalpidae**, communément appelés courtilières et, par les jardiniers, « taupes-grillons », sont parfaitement adaptés à la vie souterraine grâce à leur pronotum très épais développé en bouclier et surtout à leurs pattes antérieures fouisseuses, dont la forme générale évoque curieusement celle des taupes. L'appareil stridulant n'a pas de miroir et se présente chez les individus des deux sexes, quoique moins développé chez les femelles. *Gryllotalpa gryllotalpa,* la courtilière européenne, fore des galeries menant au nid où sont déposés deux à trois cents gros œufs entourés de terre mêlée à des fibres végétales, le tout pouvant avoir la grosseur du poing et situé à environ 30 cm de profondeur. Partant du nid, d'autres galeries se ramifient, pour venir parallèlement à la surface du sol : elles permettent à l'Insecte de rechercher sa nourriture (vers, larves, diverses petites racines ou tubercules). C'est dans son terrier principal et à une place précise, la base de l'embouchure évasée et divisée par un étroit pont de terre, que l'Insecte stridule, la tête dirigée vers le fond du terrier. Tout son corps tremble sous l'intense vibration des élytres qui produisent un roulement puissant, grave et continu. Mâles et femelles volent durant les soirées particulièrement chaudes et orageuses, la pariade s'accomplissant en juin et juillet. Le genre *Gryllotalpa* se retrouve partout, en espèces propres à un continent, ou cosmopolites comme *G. africana*.

Les **Oecanthidae** se composent de frêles grillons arboricoles, phytophages ou carnassiers, de taille moyenne, fusiformes, au tégument peu sclérifié, et toujours ailés. Le miroir de l'appareil sonore est cloisonné par trois ou quatre nervures obliques; pour striduler, l'Insecte relève ses élytres dans une position verticale, perpendiculaire au corps, et fait entendre un chant modulé très agréable, tel celui du grillon d'Italie, *Oecanthus pellucens*. En août et septembre, les femelles pondent dans les tiges sèches, après avoir préparé les places d'insertion de la tarière par incisions mandibulaires. Les Oecanthidae ont une répartition mondiale, à l'exception des pays froids.

Sous-ordre des Caelifères

Les Caelifères constituent le second sous-ordre des Orthoptères. Ce sont les criquets, que l'on distingue d'emblée des sauterelles à leurs courtes antennes, celles-ci ne dépassant pas ou peu la longueur de la tête et du pronotum réunis. En outre, les femelles ont un ovipositeur toujours très court, en forme de coin, jamais en tarière; la ponte a presque toujours lieu dans le sol et en oothèque. On ne connaît aucun criquet fossile avant le Tertiaire, mais l'étude de la répartition actuelle du groupe semble indiquer une origine gondwanienne. Les Caelifères, dont la classification subit actuellement des révisions profondes, comprennent sept super-familles; les Tridactyloidea, les Tetrigoidea, les Proscopioidea, les Eumastacoidea, les Trigonopterygoidea, les Pneumoroidea et les Acridoidea (d'après Descamps et Dirsh). Ces super-familles d'importance numérique très inégale ne seront ici qu'évoquées pour la plupart d'entre elles.

Super-famille des Tridactyloidea

Les Tridactyloidea se caractérisent par la présence de trois ou quatre forts dactyles alignés sur la fin des tibias antérieurs qui sont plus ou moins élargis (subfouisseurs ou fouisseurs) et par la réduction des tarses qui ne comptent que deux articles aux deux premières paires de pattes, et un ou même pas du tout à la dernière. Il n'y a ni appareil stridulant, ni organe auditif. Le groupe se compose de deux familles.

Les **Tridactylidae**, petits Caelifères ne dépassant pas 1 cm, se distinguent par leur thorax bombé, leurs pattes saltatoires extraordinairement puissantes qui permettent à *Tridactylus variegatus* (5 mm), la seule espèce française, de faire des bonds supérieurs à 1 m. On remarque aussi le remplacement des tarses postérieurs par de longues lamelles utilisées lors des déplacements sous l'eau ou dans le sable. Ces Insectes vivent en effet dans les zones sablo-marécageuses des deltas ou le long des cours d'eau des régions chaudes et tempérées, où ils creusent des galeries. Ils sont représentés par trois genres et cinquante-cinq espèces. Leurs ailes sont bien développées.

Les **Cylindrachaetidae** ont l'aspect de courtilières; allongés mais aptères, ils sont aux Caelifères ce que sont ces dernières aux Ensifères. Ils ne comptent que six espèces pour deux genres, et occupent les mêmes biotopes mais dans l'aire circumantarctique.



A. Margiocco

▲ Un couple de grillons domestiques (Achaeta domestica); le mâle, situé à gauche, est en train de striduler.

▲◀ Un couple de grillons champêtres (Gryllus campestris); la nervation des élytres du mâle est différente de celle de la femelle; cette dernière se trouve à l'entrée du terrier.

▼ A gauche, une femelle d'Acryptera fusca, criquet commun dans les prairies montagnardes d'Europe. A droite, Vossia, qui vit de préférence sur les feuilles de cacaoyer dont il a la couleur.

C. Bevilacqua



M. Boulard





M. Boulard

▲ *Le développement hypertélique du pronotum est l'un des principaux caractères distinctifs des criquets Tetrigoidea.*

▲▶ **Acanthoxia gladiator** *est un criquet de forme très allongée, qui vit dans les savanes africaines.*

▼ *Au repos, les Eumastacides prennent une position typique avec leurs pattes postérieures en arbalète; ici un* **Chromomastax** *d'Afrique orientale.*

Super-famille des Tetrigoidea

Les Tetrigoidea, ou tétrix, se reconnaissent à leur pronotum souvent hypertélique qui recouvre et dépasse la partie dorsale du corps et s'orne parfois de lames ou d'épines,et à leur prosternum dilaté en mentonnière. Les élytres sont réduits à des lobes latéraux; en contrepartie les ailes, très longues, dépassent largement le corps. Les tétrix sont terricoles et corticoles et aiment particulièrement les endroits humides; certains tétrix orientaux comme les représentants de la sous-famille des *Scelimenae* peuvent sauter sur l'eau ou se laisser tomber au fond et y rester un temps assez long. Ils se nourrissent des Algues microscopiques qui tapissent les troncs ou qui se développent dans la boue. Les cent genres connus appartiennent aux faunes tropicales et sont réunis en une seule famille, celle des Tetrigidae.

Super-famille des Proscopioidea

Les Proscopioidea, également formés d'une seule famille, sont de taille plutôt grande, bacilliformes, aptères ou microptères. Ils se distinguent à leur tête opisthognathe aux antennes très courtes ne comprenant que six ou sept articles, et à leur long pronotum tubulaire. Les fémurs postérieurs, grêles, ne permettent que de faibles sauts. Les Proscopiidae ne possèdent pas d'appareil stridulant ni d'organe auditif. Ils vivent sur les buissons des lisières et des clairières du sud de l'Amérique. Quatorze genres sont connus.

Super-famille des Eumastacoidea

Les Eumastacoidea ont une répartition pantropicale avec un centre de dispersion situé probablement dans l'ancienne région sinomalaise. Ce sont des criquets de taille moyenne, brillamment colorés, aux ailes réduites ou nulles, et fort remarquables par la position de leurs pattes saltatoires : celles-ci sont écartées, très obliques par rapport au corps et armées en arbalète. Leur détente propulse l'Insecte subhorizontalement, à des distances supérieures à 2 m. Les Eumastacoïdes sont dépourvus d'appareil stridulant et d'organe auditif. Ils possèdent une petite proéminence subconique sur l'un des articles distaux des antennes; celles-ci ont de huit à vingt-cinq articles. Autre particularité, les stigmates abdominaux s'ouvrent sur la membrane tergo-sternale. De nombreux Eumastacoïdes se nourrissent principalement de fougères, ce qui mérite d'être souligné pour deux raisons : d'une part, il semble que ces plantes n'abritent que peu d'Insectes; d'autre part, cette relation témoigne, avec d'autres observations, notamment celle des grandes différences existant entre les diverses faunes de criquets Eumastacidiens continentales, de la très grande ancienneté de ces Orthoptères. L'oothèque, déposée dans le sol ou la litière, a la forme d'une nacelle et contient généralement une seule couche d'œufs. D'après Descamps, cent quatre-vingt-huit genres répartis en sept familles ont été dénombrés.

M. Boulard





M. Boulard

Super-famille des Pneumoroidea

Les Pneumoroidea, que caractérise un système stridulant composé d'une crête serrulée à la face interne des fémurs postérieurs et d'une série de rides transverses sur les troisièmes latérotergites abdominaux, sont fort curieusement dépourvus d'organes tympanaux. Les pattes postérieures sont à peine sauteuses. Huit genres répartis en trois familles habitent le centre et le nord de l'Amérique, ainsi que l'est et le sud de l'Afrique.

Super-famille des Acridoidea

Les Acridoidea forment le groupe le plus important par le nombre des espèces (sept mille) et par l'intérêt économique que représentent certaines d'entre elles (criquets migrateurs). Ce sont des Caelifères de taille moyenne, rarement inférieure à 10 mm, ou grande, atteignant 200 mm d'envergure chez certaines espèces néotropicales. Leur habitus est variable, non seulement dans les couleurs, mais aussi dans la forme qui peut être harmonieuse *(Cyrtacanthacris)*, longiligne *(Acrida, Acanthoxa,* et *Truxalis)*, trapue *(Stenobothrus* et *Taeniophora)* ou bien encore très ramassée *(Batrachidacris* et *Bufonocarodes)*. En outre, chez un petit nombre d'espèces, les formes et les couleurs peuvent présenter des séquences intraspécifiques correspondant à différents états étho-physiologiques. La tête robuste, subovoïde ou subconique, est généralement orthognathe; les yeux sont composés, ovalaires, tachetés ou striés, de bonne dimension, et il y a presque toujours trois ocelles. Les antennes, sétiformes ou moniliformes, souvent aplaties, prennent parfois à leur extrémité l'aspect d'une massue, comme c'est le cas chez *Gomphocerus*.

Le pronotum, bien développé, est typiquement caréné médio- et latéro-longitudinalement. Chez la plupart des espèces, les deux paires d'ailes ont une conformation normale, mais on observe tous les stades de régression jusqu'à l'aptérisme total, surtout chez les espèces appartenant aux faunes insulaires, forestières ou d'altitude.

Beaucoup d'espèces ont les élytres homochromes comme le corps tandis que les ailes membraneuses sont au contraire richement colorées; pour certains criquets, ces teintes vives n'apparaissent qu'avec la maturité sexuelle. Les tarses trisegmentés se terminent par deux griffes qui encadrent un arolium plus développé chez les espèces arboricoles. Sur les côtés du premier urite se trouvent les tympans, parfaitement conformés, bien que les espèces aptères ou microptères en soient dépourvues, totalement ou presque. La plaque sous-génitale est constituée par le neuvième sternite chez le mâle, et chez la

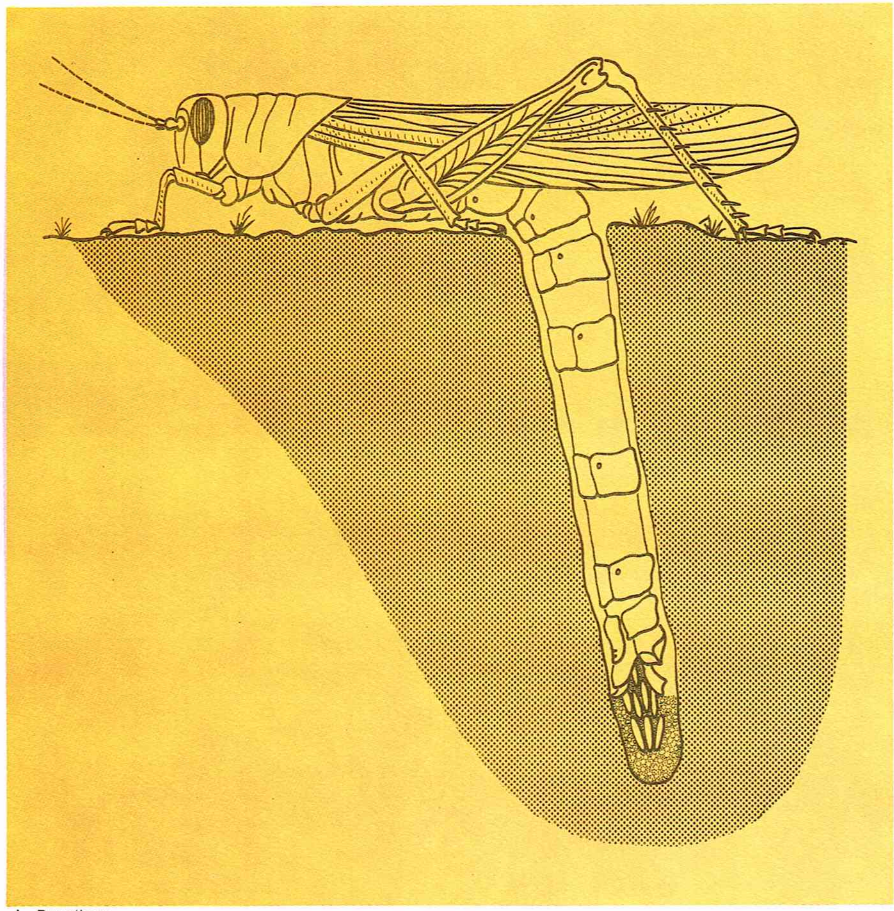
femelle, par le huitième auquel fait suite l'ovipositeur composé de six valves : deux valves supérieures et deux valves inférieures, fortes et pointues, et deux valves internes, faibles et rudimentaires. Enfin, les cerques, articulés sur un petit lobe basal, possèdent des formes particulières pouvant être utilisées pour la systématique.

L'une des caractéristiques originales des Acridoidea tient aux mécanismes de stridulation dont bon nombre d'espèces sont pourvues. Ces mécanismes, très variés, se rapportent aux principaux types suivants : le type *fémoro-élytral* dans lequel une crête échinulée (faite de dents articulées) de la face interne des fémurs postérieurs frotte contre une nervure lisse et saillante de l'élytre (Truxalines), le type *élytro-fémoral* où une crête lisse de la face interne des fémurs postérieurs joue sur une nervure élytrale serratulée, faite de dents non articulées (Acridines), le type *tibio-élytral* chez lequel les épines internes des tibias postérieurs font vibrer une série de nervules transverses de l'aire radiale de l'élytre (Hémiacridines) ; le type *élytro-alaire* où des nervures de la face interne des élytres sont frottées contre des nervules denticulées de l'aire vannale des ailes (Romaléines).

Chez les Acridoïdes, la réunion des sexes peut être précédée d'une parade nuptiale : le mâle tourne autour de la femelle, se hausse sur ses pattes, émet une stridulation particulière, vole sur place à 3 ou 4 m de hauteur, puis se laisse tomber en piqué ; chez le criquet australien, les rapprochements ont lieu en présence d'autres criquets qui entourent les couples. L'accouplement est généralement chevauché, avec le mâle au-dessus. Seul le tube du spermatophore est introduit dans les voies génitales de la femelle, la vésicule restant dans la cavité du pénis. Le transfert des spermatozoïdes se fait progressivement par la compression de la vésicule et sa durée varie, selon les espèces, de quelques minutes à une journée.

Hormis quelques rares exceptions comme les Pauliniides néotropicaux qui déposent leur ponte sur les feuilles de nénuphars ou comme *Chrysochraon dispar* de notre faune, qui pond ses œufs sur des tiges moelleuses, les œufs sont réunis dans une oothèque enfouie dans le sol. La femelle, une fois trouvé le terrain convenable (sélectif pour chaque espèce), arque son abdomen vers l'avant de façon à présenter la pointe de l'ovipositeur perpendiculairement au terrain et se met à forer un trou. Les valves, d'abord serrées, pénètrent à la façon d'un coin ; puis la femelle les écarte pour élargir le passage ; de nouveau serrées, elles sont enfoncées un peu plus et l'opération recommence. Les œufs doivent être déposés à une certaine profondeur que la petite taille de l'ovipositeur des criquets, enfoncé seul, ne permet pas d'atteindre ; aussi est-ce l'abdomen tout entier qui va jouer le rôle de tarière, et ce, grâce à une particularité structurale remarquable : la distension des membranes intersegmentaires IV à VIII en multiplie par trois la longueur, et permet d'atteindre le niveau requis. Le forage terminé, la ponte proprement dite débute par l'émission d'une matière spumeuse, dans laquelle les œufs vont être régulièrement agglutinés et qui, en séchant, constituera l'oothèque. Le nombre des œufs inclus est variable avec les espèces, dix à deux cents et parfois même quatre cents comme chez les *Pamphagus ;* il est aussi fonction, pour certaines d'entre elles, de la physiologie propre à la phase. Le plus souvent, la femelle recouvre sa ponte d'un épais bouchon de sécrétion bulleuse puis referme le trou. Pour cela plusieurs méthodes peuvent être appliquées : *Nomadacris,* par exemple, se contente du simple éboulement tandis que *Locusta* et *Heteracris* utilisent le balayage puis le damage, le premier avec les pattes postérieures, le second au moyen de l'abdomen. Une femelle peut déposer deux ou trois oothèques au cours de sa vie, mais les Acridiens migrateurs élevés au laboratoire en produisent jusqu'à douze. Assez souvent, les œufs sont parasités par des Hyménoptères Scélionides et d'autres sont mangés par des larves de Diptères Bombyliides et Calliphorides, par des Coléoptères Carabides, Méloïdes et Clérides ou bien encore par des Acariens.

Pour les pontes indemnes, la durée d'incubation est extrêmement variable ; elle est courte chez les espèces polyvoltines ou à repos sexuel comme les *Schistocerca* mais peut être longue chez les espèces à diapause embryonnaire ; elle est de l'ordre de vingt-cinq jours chez *Nomadacris*, et de neuf mois chez *Dociostaurus*. Elle varie aussi selon les conditions de milieu : à 33 °C, sous humidité convenable, *Locusta migratoria* éclôt en douze jours mais il lui faut deux mois en saison sèche ou fraîche. Dans le cas d'une diapause embryonnaire, comme dans le cas d'une quiescence due au milieu défavorable, l'embryon se développe d'abord jusqu'au stade de l'anatrepsis (retournement de l'embryon) puis cesse de croître pendant une période plus ou moins longue, avant de reprendre son évolution normale. Ces interruptions peuvent être fort longues car la viabilité des œufs est très grande. Lors de la ponte, les œufs s'imbibent d'eau, par l'intermédiaire de leur hydropyle. Ceux que le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* dépose après la pluie dans un sol arénacé vont alors doubler de poids. Cette eau est nécessaire pour leur développement : on a pu garder pendant trois ans et demi des œufs non hydratés de *Locustana pardalina,* le criquet brun sud-africain ; au contact de l'eau, ils se sont hydratés et ont achevé l'embryogenèse en quinze jours. Sous la pression de l'ampoule cervicale, dispositif d'éclosion particulier, le chorion se rompt, selon une ligne de moindre résistance au pôle antérieur de l'œuf, et les petits criquets s'échappent vers l'extérieur.



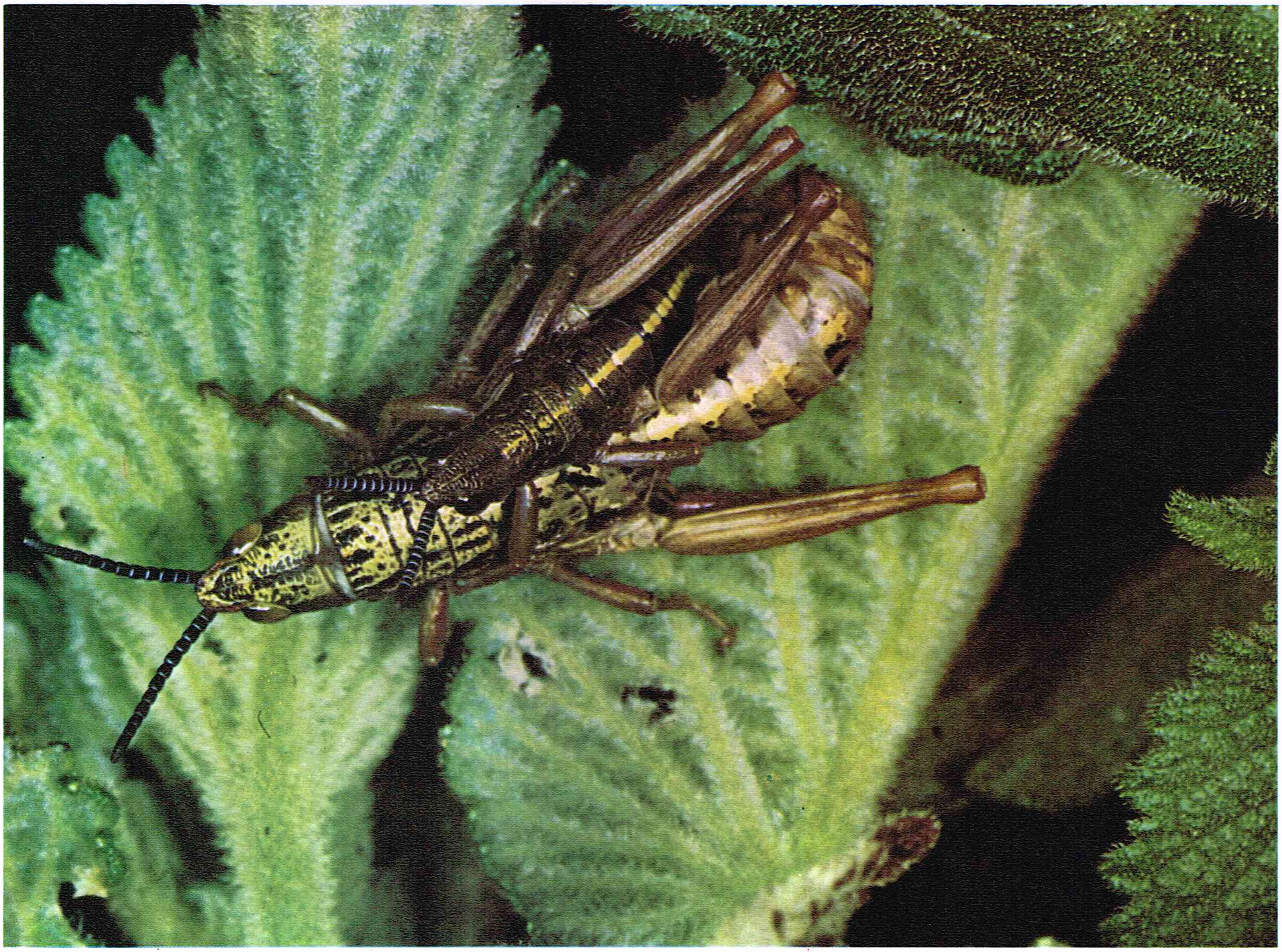
J. Boudinot

▲ ***Schéma montrant l'allongement de l'abdomen d'une femelle de criquet égyptien* (Anacridium aegyptium) *pendant la ponte (d'après* Fédorov*).***

On compte environ de cinq à huit stades juvéniles. Le nombre de stades varie avec les espèces, mais aussi avec les facteurs écologiques : la sécheresse et les basses températures induisent fréquemment la multiplication des stades du développement. Il est également lié au dimorphisme sexuel : les femelles, de taille plus grande, passant par un ou deux stades supplémentaires. Enfin, dans le cas des migrateurs, il dépend de l'appartenance phasaire, les congregans devenant adultes plus rapidement.

Au moment des mues, beaucoup d'Acridiens comme *Oedipoda* sont capables d'ajustements chromatiques à leur environnement, mais ces ajustements peuvent se faire également plus tard, comme le montre le cas des espèces tropicales adaptées aux brûlis. Les changements de coloration s'effectuent à la fois par la mélanisation de la cuticule et par la migration des pigments dans les cellules épidermiques.

Les parasites des jeunes et des adultes sont principalement des Diptères : Némestrinides et Muscides, qui provoquent la mort, Tachinides et Calliphorides, dont



M. Boulard

▲ *Couple de* **Parasphena** *(Pyrgomorphidae du Kenya) montrant un dimorphisme sexuel lié à la taille ; le mâle est plus petit que la femelle.*



M. Boulard

▶ **Parapetasia femorata** *est un gros Pyrgomorphidae aptère, vivant en Afrique centrale.*

l'action n'entraîne qu'une baisse de fécondité. Les criquets peuvent aussi être atteints de maladies comme des bactérioses, des mycoses, des rickettsioses et être parasités par des Grégarines. Parmi les prédateurs les plus actifs, on peut citer les lézards, les Oiseaux (guêpiers, faucons, cigognes, hérons, etc., dont on remarque le calque presque parfait des aires d'habitat avec celle des criquets [Wintrebert]), les Arachnides et des Hyménoptères Sphégides.

Les Acridoidea comprennent huit familles dont trois plus importantes.

La famille des **Pamphagidae** groupe environ quatre-vingts genres de criquets d'assez grande taille, lourds et trapus, caractérisés par leur dispositif stridulatoire composé d'une petite plaque rugueuse située sur les fémurs postérieurs, qui vient gratter une aréole très finement chagrinée ou striée du deuxième latéro-tergite abdominal. Beaucoup d'espèces sont brachyptères ou aptères, la plupart sont terricoles et un certain nombre xérophiles. On les rencontre en Afrique et en Asie.

Les **Pyrgomorphidae** forment une famille particulièrement diversifiée que l'on rencontre dans les régions tropicales et subtropicales de l'Ancien Monde, et qui n'a que peu de représentants en Amérique. Leur tête est conique avec un sillon fastigial et le front oblique ; ils n'ont pas d'appareil stridulant et peuvent être aptères comme *Parasphena* et *Parapetasia*. Beaucoup d'espèces montrent de brillantes couleurs comme *Zonocerus variegatus*, le criquet bariolé dit encore criquet puant en raison de l'odeur dégagée lors des hémaphrorrhées. A l'état juvénile, quelques Pyrgomorphides, dont les *Zonocerus*, tendent au grégarisme.

Les **Acrididae** forment une prodigieuse famille d'environ six mille espèces, pourvues d'organes stridulants et auditifs, mais sans sillon fastigial, et dont certaines montrent un mode de vie peu commun. Biologiquement en effet, on peut les séparer en deux groupes très inégaux : les Acridiens *non grégariaptes*, comprenant presque la totalité des espèces, lesquelles ne forment jamais de bandes organisées, et les Acridiens *grégariaptes,* qui ne comptent qu'une dizaine d'espèces seulement, et peuvent constituer des groupes dont un puissant instinct grégaire assure la cohésion.

Les Acridiens grégariaptes revêtent une grande importance, fondamentale comme économique, car ce sont eux qui donnent naissance à ce phénomène ahurissant connu sous les noms de « nuées » ou « invasions de sauterelles ». Lorsque l'instinct grégaire se manifeste, ces criquets se rassemblent en troupes sans cesse grossissantes et constituent des essaims, qui mangent toutes plantes sur leur passage et sont capables d'émigrer ainsi, jusque vers des régions très éloignées de leur aire d'origine. Ils sont alors si nombreux, qu'ils peuvent anéantir des cultures entières : les essaims couvrant jusqu'à cinq cents hectares et pesant deux mille tonnes ne sont pas rares (un criquet pèse 2 à 3 g), et des « nuages » ont été évalués à cent vingt milliards d'individus. Ces invasions qui ont un caractère périodique, et se propagent en plusieurs années, sont connues depuis fort longtemps ; les textes sumériens, la Bible en faisaient déjà mention ; les criquets ont été la huitième plaie de l'Égypte. Aujourd'hui le problème des invasions, souvent angoissant pour de nombreux pays, reste encore imparfaitement résolu, tant est grande sa complexité. Cependant, après des recherches opiniâtres menées sur le terrain et en laboratoire, les entomologistes connaissent maintenant, au moins dans ses grandes lignes, le mécanisme de la formation des essaims. Grâce à cette connaissance, qui doit être poursuivie et complétée, de premières méthodes rationnelles de lutte ont pu être mises au point, et des invasions massives ont ainsi été enrayées.

La formation des essaims tient dans les facultés phasaires, propres à ces Insectes et dépendant de la réunion ou de la succession d'un certain nombre de conditions extérieures qui déclenchent un effet de groupe aussi singulier que spectaculaire. Une même espèce de criquet migrateur est en effet susceptible de produire une série d'habitus (forme et couleur) et de manifester des éthologies (instinct et physiologie) différents selon qu'elle évolue isolément ou en groupe. Habitus et éthologie s'accordent deux à deux et, à chaque couple, Uvarov, qui a établi scientifiquement le phénomène, a donné le nom de *phase.* Aux extrêmes de la série se trouvent les phases *solitaria* et *gregaria ;* les phases *transaria* à *congregans* (dans le cas d'évolution du solitaire vers le grégaire) et *transaria* à *dissocians* (dans le cas contraire) constituent les intermédiaires. Les différences morphologiques entre les phases extrêmes sont parfois telles que les Insectes correspondants ont été longtemps considérés comme appartenant à des espèces distinctes... jusqu'en 1915 où Plotnikov observa dans ses élevages la transformation de jeunes criquets *Locusta danica*, verts et indolents, en criquets bariolés et très actifs ne différant pas de *Locusta migratoria*. Des constatations semblables ont été faites entre autres avec *Schistocerca flaviventris,* celui-ci devenant le criquet pèlerin *S. gregaria*. Le passage de l'une à l'autre phase s'effectue au cours d'une série d'étapes transitoires où les individus, nommés alors *transiens,* ne présentent que partiellement les caractères des extrêmes.

Les *solitariens,* par opposition aux *grégariens,* se caractérisent par une tête moins large, un pronotum bombé avec un angle postérieur aigu, des élytres et des fémurs plus courts. Le dimorphisme sexuel est aussi plus accentué : chez les locustes solitaires par exemple les mâles sont de 20 % moins grands que les femelles alors que la différence n'est que de 4 % pour les grégaires. On note également, chez les mâles, l'absence du changement de coloration lors de la maturité sexuelle, les grégaires devenant jaunâtres, et surtout chez les femelles un potentiel de reproduction bien supérieur ; le nombre d'ovarioles qui, pour *Nomadacris,* est d'environ deux cents chez les femelles isolées tombe à quatre-vingt-dix pour les grégaires. Toutes ces différences, comme d'autres propres au métabolisme, à la rusticité, etc., ont été codifiées et les



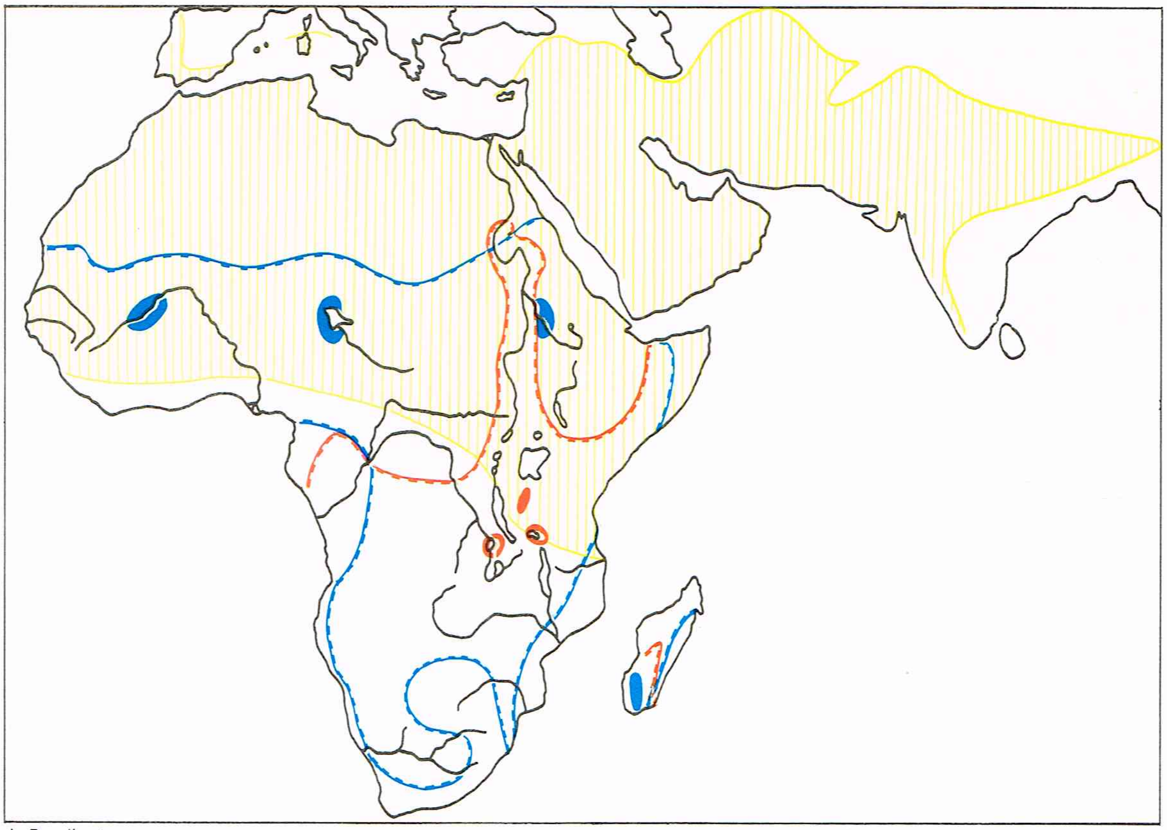
F. O. Albretch et J. Six

◄ ▼ ***Les phases extrêmes du criquet* Nomadacris septemfasciata *: à gauche, un jeune solitarien ; en bas, une bande de jeunes grégariens.***



F. O. Albretch et J. Six

▶ *Aires d'invasion et de grégarisation des trois principaux criquets migrateurs africains : en jaune,* Schistocerca gregaria, *le criquet pèlerin, ou « desert locust »; en rouge,* Nomadacris septemfasciata, *le criquet nomade ou criquet rouge, ou « red locust »; en bleu,* Locusta migratoria migratorioides, *le criquet migrateur, ou « African migratory locust ». (D'après les données d'Albrecht Descamps et Wintrebert.)*

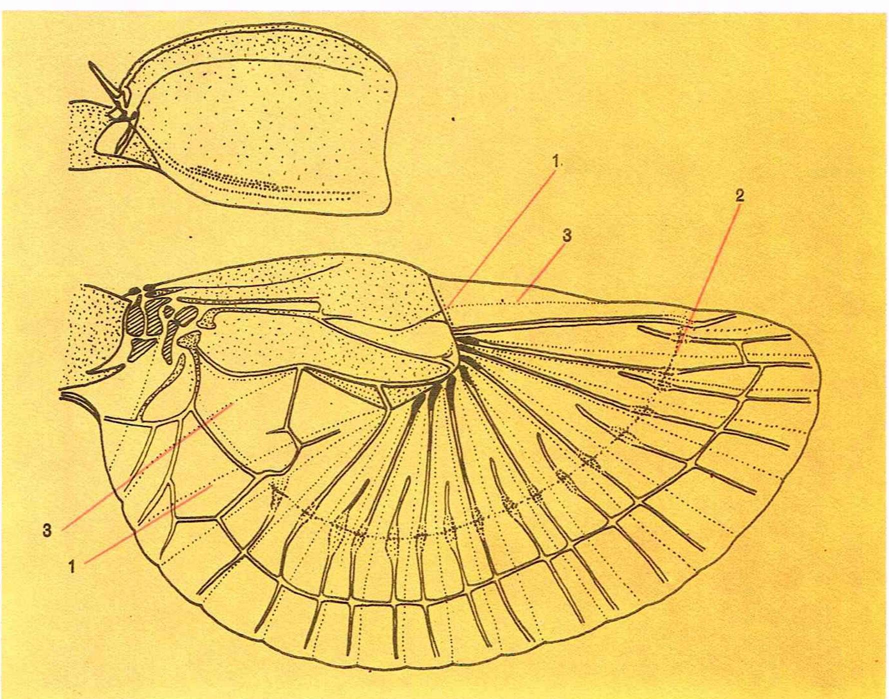


J. Boudinot

variations de leurs rapports permettent de détecter l'appartenance phasaire des transiens. Dans la séquence définie de la phase solitaria à la phase gregaria, plusieurs phénomènes interviennent que Descamps a classés comme suit. Une action très complexe des facteurs du milieu (physiques, trophiques, biotiques) permet l'augmentation numérique des Insectes de la phase solitaire par rapport à l'unité de surface. La réaction des criquets à cette augmentation du nombre se fait par l'entremise de stimuli tactiles, chimiques et visuels, qui entraînent une modification du comportement, de la physiologie, et de la morphologie. La transmission de ces caractères est héréditaire. Si les modifications phasaires peuvent être considérables au cours d'une seule génération, notamment durant les trois premiers stades juvéniles, il en faut généralement plusieurs pour que les caractères grégaires typiques soient pleinement acquis. La transmission cumulative de ces caractères constitue l'un des aspects les plus énigmatiques du phénomène phasaire. Par ailleurs, le cours du processus est susceptible de s'inverser et des transiens congregans caractérisés peuvent revenir, en au moins deux générations, à la phase *solitaria*. Un autre aspect tout aussi énigmatique, mis en évidence par Albrecht chez *Nomadacris*, réside dans l'incidence très négative du grégarisme sur la fertilité des femelles. La diminution des pontes qui en résulte est, avec l'action des prédateurs et des parasites, la cause principale du recul naturel des essaims sur l'aire d'invasion, c'est-à-dire la surface planétaire que peuvent recouvrir les grégariens. Les criquets ne se maintiennent en permanence que sur un ensemble de territoires occupés par les solitariens, appelé aire d'habitat; la transformation phasaire ne s'effectue que dans certaines parties de cet habitat, dites aires grégarigènes, où elle prend naissance dans des foyers de grégarisation. Ces foyers, plus encore que les aires grégarigènes, se caractérisent par l'instabilité inter-annuelle des conditions climato-écologiques et il arrive que s'y établisse, même momentanément, le complexe optimal (température, humidité, nature du sol, composition, abondance et qualité de la flore, etc.) qui déclenche le processus des phases, le premier effet étant le groupement des femelles pondeuses sur des surfaces relativement restreintes et le dernier, la migration vers l'aire d'invasion. De même que les foyers sont multiples à l'intérieur des aires grégarigènes, celles-ci se trouvent en plusieurs endroits de l'aire d'habitat tout en présentant des caractères communs. Pour le locuste africain par exemple, ce sont la boucle du Niger, les environs du lac Tchad, la plaine du Nil bleu et le sud-ouest de Madagascar (Wintrebert). La connaissance et la surveillance des aires grégarigènes permettent la lutte préventive — c'est la plus efficace — contre les criquets migrateurs, par destruction des premières bandes grégaires. Ces aires ne sont pas toutes connues, contrôlées ou actuellement contrôlables, et le problème acridien exige encore beaucoup de travail et d'efforts.

Les criquets grégariaptes appartiennent à quatre des dix-neuf sous-familles d'Acrididae. Ils sont rassemblés dans le tableau suivant qui indique en même temps leurs répartitions géographiques.

▼ *Les ailes des Dermaptères : en haut l'aile antérieure transformée en élytre; en bas, l'aile postérieure membraneuse; les numéros 1, 2, 3 représentent les lignes suivant lesquelles se replient généralement les ailes des forficules.*



I.G.D.A.

Sous-familles	Genres et espèces (noms communs)	Répartitions
Catantopinae	*Melanoplus spretus* (criquet des Rocheuses)	Amér. du Nord
Cyrtacanthacridinae	*Schistocerca gregaria* (criquet pèlerin) *Schistocerca paranensis* (criquet d'Amér. centrale) *Nomadacris septemfasciata* (criquet nomade ou rouge) *Anacridium melanorhodon* (criquet arboricole)	Amér., Asie du S.-E. Amér. centrale et Sud Afr., Madagascar Afr., Asie
Acridinae	*Locusta migratoria* (criquet migrateur, avec plusieurs races géographiques) *Locustana pardalina* (criquet brun) *Chortoicetes terminifera* (criquet australien)	Ancien Monde au sud du 50e °N. Afr. du Sud Australie
Truxalinae	*Dociostaurus maroccanus* (criquet marocain)	Circumméditerranéen

Enfin parmi les autres sous-familles on retiendra celles des *Hemiacridinae* dont l'espèce la plus remarquable, *Hieroglyphus daganensis,* se caractérise par une diapause embryonnaire constante que seul un ensemble déterminé de conditions extérieures peut interrompre. Cette rupture de diapause entraîne la sortie soudaine d'une multitude de criquets qui peuvent alors causer des dégâts importants aux plantes cultivées. *H. daganensis* vit dans la zone sahélienne de l'Afrique.

Ordre des Dermaptères

Parmi les Orthoptéroïdes, les Dermaptères se distinguent immédiatement par leurs ailes antérieures transformées en élytres courts (comme chez les Coléoptères Staphylinidae) et par l'extrémité de l'abdomen qui porte chez les mâles et les femelles des cerques transformés en pinces ou en forceps (le nom de perce-oreille ne vient évidemment pas du fait que ces Insectes percent les oreilles, mais de la ressemblance des cerques avec l'instrument destiné à percer les lobes des oreilles pour y accrocher des boucles).

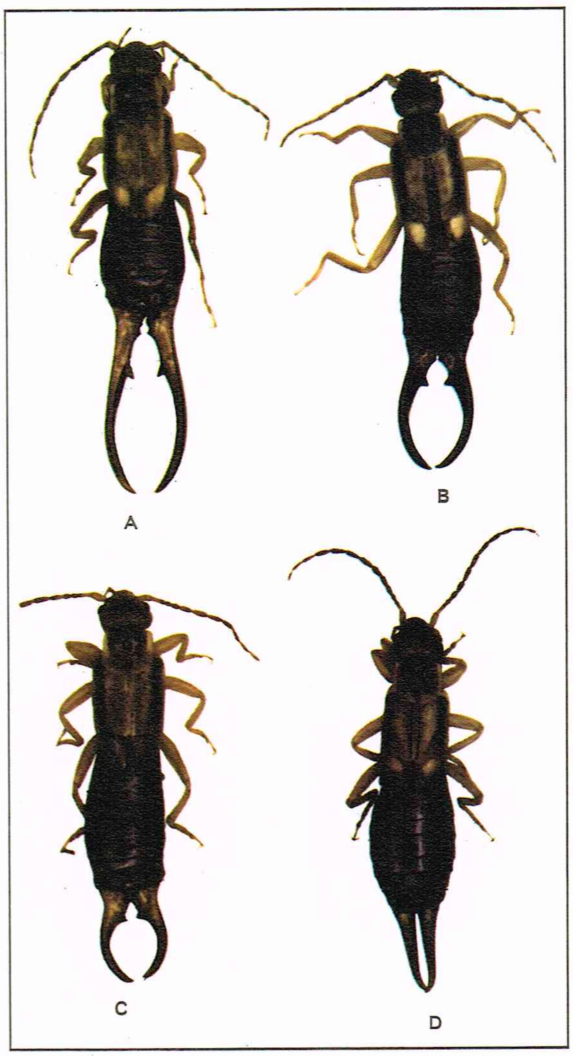
L'origine des Dermaptères est assez incertaine. *Protodiplatys fortis,* un fossile d'Archidermaptère trouvé au Turkestan dans les terrains du Jurassique, a l'allure générale d'une forficule, mais ses cerques sont divisés en de nombreux articles comme chez les larves actuelles de *Diplatys. Semenoviola,* un autre fossile de la même époque, a les cerques déjà transformés en forceps. Dès l'Éocène, les Dermaptères sont bien représentés par de nombreuses espèces. On connaît aussi des espèces fossiles de l'ambre de la Baltique.

Les Dermaptères sont des Insectes allongés, à téguments lisses ou légèrement pubescents. La longueur des forficules varie de 8 mm à 20 mm. *Titanolabis colossea,* le géant du groupe, mesure jusqu'à 50 mm et vit en Australie. La coloration n'est jamais somptueuse, de teinte plutôt jaunâtre, brune ou noirâtre. Les pièces buccales sont du type broyeur. Les antennes, moniliformes, comportent jusqu'à quarante articles, mais sont plus courtes que le corps. Les tarses ont trois articles. L'aile antérieure est transformée en un étui corné, l'élytre, et l'aile postérieure, membraneuse, à plicature complexe, se replie au repos sous l'élytre. Cependant, beaucoup de Dermaptères sont aptères.

Chez la femelle, il n'y a pas d'oviscapte, et chez le mâle, pas de plaque sous-génitale. La forme et la taille des forceps sont différentes d'un sexe à l'autre. Chez le mâle, ils sont gros, fortement arqués à leur extrémité et portent des dents assez fortes; chez la femelle, ils sont moins arqués à l'extrémité et portent de petits denticules. Enfin, au sein d'une même population on remarque des variations considérables de la taille des forceps; on peut ainsi distinguer une forme *macrolabia* à grands forceps, et une forme *cyclolabia* à forceps plus petits.

Du point de vue anatomique, on note une grande ressemblance avec les autres Orthoptéroïdes, mis à part la réduction des glandes salivaires et l'absence de cæcum gastrique à l'intestin moyen. La présence de deux glandes répugnatoires sur les côtés de chacun des troisième et quatrième tergites abdominaux est un caractère particulier aux Dermaptères. Les sécrétions de ces glandes s'accumulent dans une petite ampoule et peuvent être projetées à quelques centimètres par des contractions musculaires. Sur les troisième et quatrième segments abdominaux des larves, des glandes unicellulaires sécrètent des substances huileuses dont le rôle n'est pas encore bien connu. Chez les larves, signalons enfin la présence d'une glande paire à la base des forceps. Cette glande disparaît au moment de la mue imaginale. Les ovaires sont du type polytrophique et peuvent se présenter sous deux formes. Les métamorphoses sont semblables à celles des autres Orthoptéroïdes (hémimétabolie).

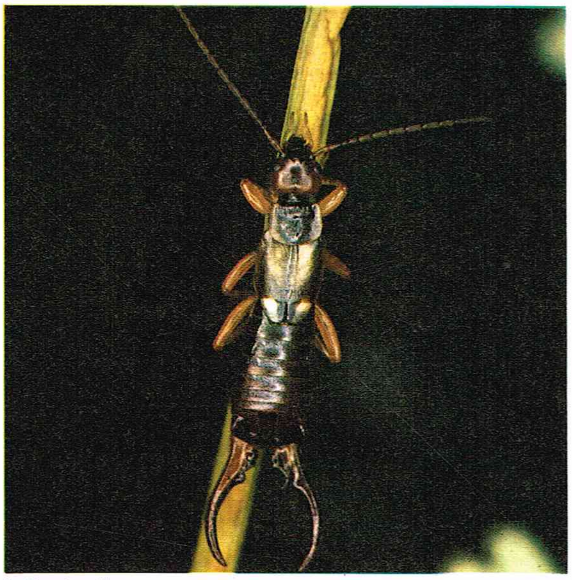
Les forficules sont des Insectes très hygrophiles. La majorité des Dermaptères vit sous les pierres, sous les écorces, dans les cavités des rochers, etc. Ces lieux, humides et toujours étroits, leur permettent de satisfaire leur thigmotactisme (besoin de contact du corps avec le substrat). Certaines espèces vivent dans les grottes, sans avoir toutefois produit de profondes adaptations à ce milieu cavernicole comme la dépigmentation, la disparition des yeux, etc.



I.G.D.A.

◀ *Exemple de variation dans la taille des forceps des mâles de* **Forficula auricularia** *(A, B, C). En D, la femelle de la même espèce.*

▶ *A gauche, un mâle de* **Forficula auricularia**, *une des espèces de Dermaptères les plus connues en Europe. A droite,* **Chelidura aptera**, *une espèce montagnarde qui montre un cas d'aptérisme chez les Dermaptères.*



I. Bucciarelli



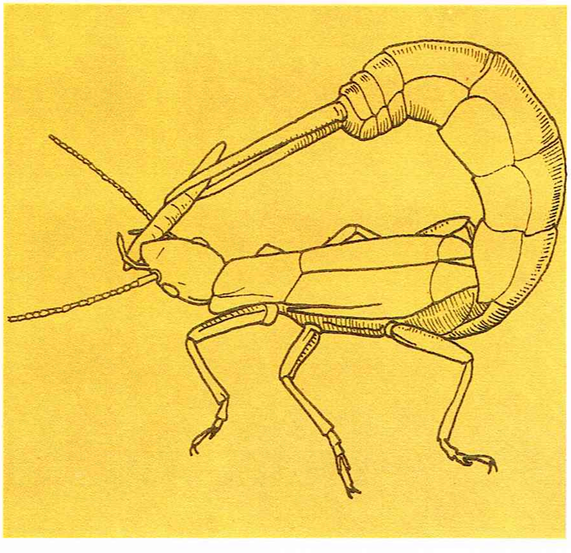
A. Margiocco

Certaines espèces des régions tropicales vivent et se reproduisent uniquement à l'aisselle des feuilles de Broméliacées épiphytes, qui contiennent toujours de l'eau, même au plus fort de la saison sèche; ce milieu permet aussi à l'Insecte de satisfaire son thigmotactisme. *Anisolabis caeca*, une espèce dépigmentée aux yeux atrophiés, a été trouvée dans des termitières, mais on n'est pas absolument certain qu'elle soit termitophile; elle pourrait être seulement adaptée à la vie souterraine. Enfin, on connaît un cas de commensalisme chez *Arixenia*.

Le régime alimentaire des forficules est assez varié. Chez certaines espèces comme *Forficula auricularia*, il a des incidences économiques, quand elles se trouvent en grand nombre, par exemple, dans des serres où elles dévorent les bourgeons et les plantules. Généralement, les forficules préfèrent les proies animales. On a dit que *Labidura riparia truncata* serait un prédateur efficace de la noctuelle du cotonnier. De même, *Chelisoches morio* des Nouvelles-Hébrides détruirait beaucoup de cochenilles du genre *Pseudococcus*. D'une manière générale, les Dermaptères ont un régime très varié; Végétaux et Animaux peuvent être consommés morts ou vivants. Les forficules utilisent leurs forceps pour capturer et maintenir les proies.

La reproduction des Dermaptères est toujours bisexuée. On ne connaît aucun cas de parthénogenèse chez les forficules. Chez *Labidura riparia*, l'accouplement a lieu après une parade nuptiale durant laquelle le mâle reste d'abord à quelques centimètres de la femelle, puis s'en approche, procède par attouchements avec ses antennes, puis frappe les cerques dressés de la femelle. Après quelques tentatives souvent infructueuses, le mâle retourne son abdomen de 180°, fait saillir son pénis et l'introduit dans la femelle. La copulation dure de quelques secondes à plusieurs dizaines de minutes. Après la fécondation (il n'y a pas de spermatophore), le mâle et la femelle se réfugient sous une pierre. La femelle creuse ensuite une galerie à l'extrémité de laquelle elle aménage une logette où elle va pondre. La galerie d'accès est fermée par un bouchon de terre ou de sable provenant du creusement de la logette. Pendant ces travaux, le mâle est constamment tenu éloigné.

I.G.D.A.



▶ **Chelisoches morio** *en train de dévorer une proie qu'il maintient avec ses forceps.*

Un point intéressant du comportement des forficules réside dans les soins que les femelles donnent aux œufs et aux larves. Les œufs dont le nombre varie de quarante à quatre-vingts sont léchés par la mère, déplacés, léchés à nouveau, regroupés régulièrement, ceci afin de les préserver du développement de moisissures. Si on enlève la mère, les œufs n'écloront jamais et seront détruits par les moisissures. Lors de l'éclosion, la mère « aide » les larves à sortir des enveloppes de l'œuf en dévorant celles-ci en partie. A peine nées, les larves détruisent elles-mêmes le reste des enveloppes. La mère dévore aussi les œufs avortés, non fécondés ou malades. Les soins de la mère se prolongent durant le premier stade larvaire pendant lequel elle protège ses larves. Si l'un des jeunes s'éloigne du nid, elle le coince entre ses mandibules et le ramène. Une semaine environ après la naissance des larves, les soins cessent et si les larves ne quittent pas le terrier, il arrive que la mère dévore sa progéniture. En général, le développement postembryonnaire comporte cinq stades larvaires au cours desquels les cerques vont devenir de plus en plus gros et durs, les antennes acquérir leur nombre définitif de segments, les ailes se développer; elles ont d'ailleurs peu d'utilité chez *Labidura riparia*, et dans l'ensemble les forficules volent mal ou pas du tout.

Dans nos régions la reproduction des Dermaptères a lieu en juin ou juillet. Dans les zones tropicales, elle se produit sans doute tout au long de l'année.

A quelques détails près, les soins prodigués par la mère aux œufs et aux jeunes sont les mêmes chez toutes les forficules, mais certains individus présentent une biologie tout à fait particulière. C'est le cas d'*Arixenia esau* qui est commensale de *Cheiromeles torquatus*, une chauve-souris des îles de la Sonde. *Arixenia esau* est aptère, et possède un corps plat et pubescent; ses pattes, toutes semblables, sont longues; ses yeux sont de taille réduite et ses cerques, peu sclérotinisés, ne servent probablement pas. Malgré sa taille (environ 18 mm) *Arixenia* vit fixé en « parasite » dans la poche ventrale de la chauve-souris. Son régime n'est pas connu avec précision, mais on pense qu'il se nourrit des débris des proies capturées par la chauve-souris. *Arixenia* est vivipare et ses œufs effectuent leur développement embryonnaire dans les ovarioles de la femelle. Numériquement importante, une autre espèce, *Arixenia jacobsoni*, a été découverte à la surface des guanos de certaines grottes. On pense qu'elle

se nourrirait des larves des Diptères, des Lépidoptères et des Coléoptères *(Trox)* qui vivent dans ce guano. La reproduction et la biologie des *Arixenia* sont à rapprocher de celles des *Hemimerus* (autrefois classés dans les Dermaptères), qui sont commensaux des rats de Gambie africains. Ils vivent dans le poil de ces derniers et se nourrissent sans doute comme les Mallophages. Ce n'est donc pas un parasitisme au sens strict du terme.

Un autre phénomène biologique intéressant mais pas encore entièrement élucidé existe chez *Prolabia arachidis*, une forficule des Indes. L'œuf se développe dans les ovaires, comme chez *Arixenia*. Il est pondu à la fin du développement embryonnaire. Juste après la ponte, la femelle dévore l'enveloppe externe de l'œuf. La jeune larve est alors léchée par sa mère et dès qu'elle commence à bouger, la femelle l'abandonne, pond un autre œuf, et le cycle continue.

Les Oiseaux sont bien connus pour leur rôle de prédateur des Dermaptères ainsi sans doute que certains petits Rongeurs. Parmi les Insectes, certains Diptères Tachinides *(Rhacodineura antiqua* et *Digonichaeta setipennis)*, et parmi les Vers, des Nématodes *(Mermis)* et des Cestodes *(Hymenolepis)* sont des parasites des Dermaptères.

La répartition géographique des Dermaptères est mondiale. On connaît environ mille deux cents espèces réparties en quatre super-familles, d'après Popham en 1965. Les *Labioidea* comprennent trois familles : les Carcinophoridae, les Labiidae, et les Arixenidae. Les *Forficuloidea* sont divisés en trois familles : les Labiduridae, les Chelisochidae, et les Forficulidae. Les *Pygidicranoidea* comptent deux familles, les Diplatyidae et les Pygidicranidae. Enfin les *Karschielloidea* ne comprennent que l'unique famille des Karschiellidae. Les Hemimeridae sont maintenant considérés comme un ordre séparé des Dermaptères.

Ordre des Zoraptères

Les Zoraptères sont des Insectes Ptérygotes de très petite dimension, ne dépassant pas 2 mm, connus seulement depuis une soixantaine d'années grâce aux travaux de Silvestri.

Ils présentent de courtes antennes moniliformes à neuf articles et des pièces buccales de type broyeur. Ils peuvent posséder des yeux et des ocelles ou bien en être privés.

Le thorax présente un pronotum bien développé; les ailes, quand elles existent, sont membraneuses et leur nervation est réduite, l'aile antérieure est plus développée que la postérieure; comme chez les termites, elles sont abandonnées au moment de la maturité sexuelle, mais la localisation de la rupture est ici moins précise. Les pattes ont un tarse formé de deux articles, le deuxième beaucoup plus long que le premier portant deux griffes.

L'abdomen est composé de onze segments.

Les Zoraptères sont des Insectes polymorphes, vivant en colonie; les individus de chaque sexe peuvent se présenter sous deux formes : l'une ailée, bien pigmentée, munie d'yeux composés et d'ocelles, l'autre aptère et complètement aveugle. Des deux formes, la seconde est la plus commune. La colonie comprend aussi des jeunes, aveugles, et des nymphes.

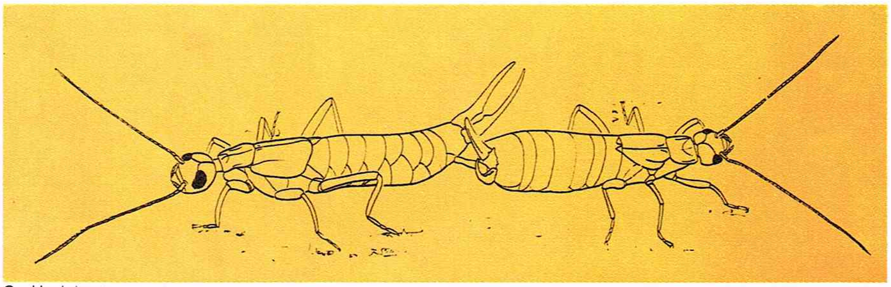
De la reproduction on ne connaît que fort peu de chose; les œufs pondus éclosent au bout d'une quinzaine de jours.

Les Zoraptères vivent dans les zones tropicales d'Afrique, d'Asie, d'Amérique et en Océanie; ils habitent sous les écorces, dans le bois en décomposition ou même dans les termitières abandonnées où ils peuvent trouver des conditions d'humidité et d'obscurité convenables.

L'ordre des Zoraptères ne comprend qu'une seule famille et une vingtaine d'espèces du genre *Zorotypus*.

Super-ordre des Hémiptéroïdes

Bien que parfois très différents d'aspect, les Insectes composant ce super-ordre sont, à des degrés divers, proches parents, comme l'indiquent les caractères communs suivants : les pièces buccales, toujours modifiées, montrent une tendance nette à former un appareil piqueur-suceur, le lobe anal des ailes postérieures est



G. Hodebert

▲ ***Accouplement de* Labidura riparia; *le mâle est à gauche, et la femelle à droite.***

réduit ou absent, il n'y a pas de cerques, les tubes de Malpighi sont peu nombreux (en général au nombre de quatre), et l'on note la concentration des ganglions nerveux abdominaux plus ou moins fusionnés entre eux ainsi qu'avec les ganglions thoraciques.

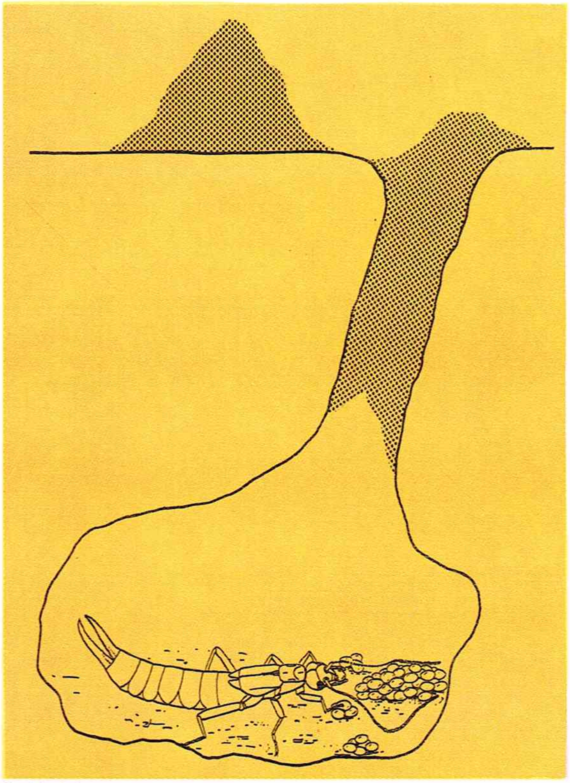
Ordre des Psocoptères

Les Psocoptères, encore appelés Copéognates, ou psoques, forment un ordre très homogène d'Insectes de petite taille (1 à 10 mm), paurométaboles et typiquement stégoptères, bien reconnaissables à leur profil caractéristique. La tête, orthognathe et globuleuse, se trouve reliée par un cou membraneux à un thorax bossué.

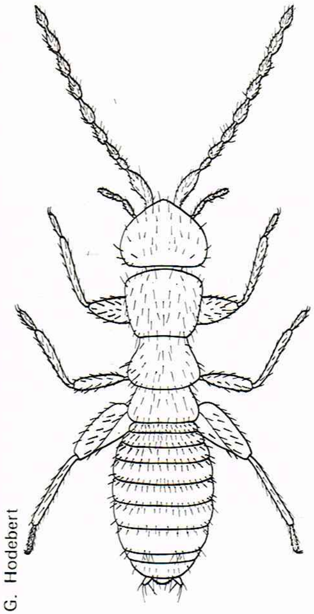
L'appareil buccal broyeur, proche du type orthoptéroïde, n'est formé que de quatre articles aux palpes maxillaires et de lacinia en forme de gouge à leur extrémité. Les yeux composés, hémisphériques, sont très saillants, particulièrement chez les mâles; les psoques ailés possèdent presque toujours trois ocelles, tandis que les aptères en sont dépourvus. Les antennes filiformes se composent généralement d'environ treize ou quinze articles; les formes primaires en comptent jusqu'à cinquante; ces articles, cylindriques, sont plus ou moins velus, excepté sur le scape et le pédicelle.

Les pattes, le plus souvent homonomes, portent des tarses bi- ou trimères avec un prétarse à deux griffes, mais sans empodium; les pattes postérieures, légèrement plus longues que les autres, permettent de faibles sauts; elles sont surtout remarquables par un dispositif apparemment voué à la stridulation et occupant la face interne des hanches. Lorsqu'il est complet, ce dispositif se compose d'une plage rugueuse jouxtant un miroir de cuticule mince et tendue; on ne sait pas si cet appareil fonctionne

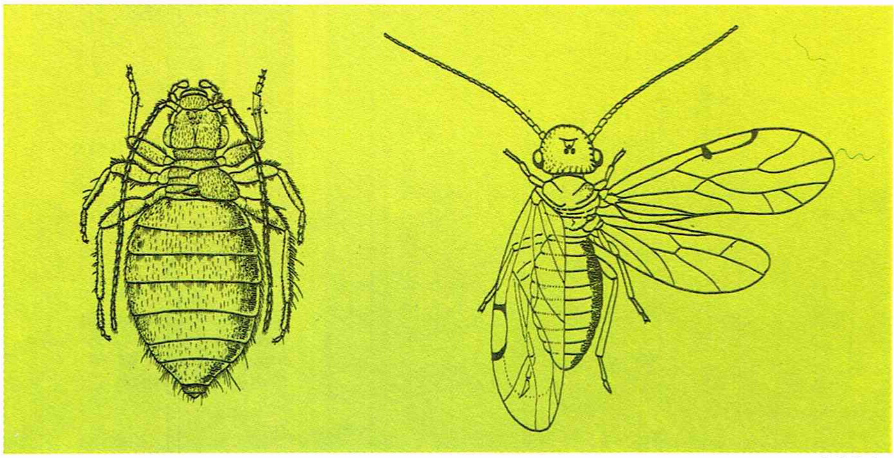
▼ ***A gauche, une femelle du Dermaptère* Labidura riparia *léchant ses œufs. A droite,* Zorotypus hubbardi, *un Zoraptère; au moment de la maturité sexuelle, il abandonne ses ailes.***



G. Hodebert



G. Hodebert



I.G.D.A.

▲ *Représentation de l'habitus des imagos de Psocoptères :* **Trogium pulsatorium,** *à gauche, est microptère;* **Ectopsocus briggsi,** *à droite, est ailé.*

réellement ni dans quelles conditions. Les ailes, quand elles existent, sont hyalines, parfois tachetées et presque homoneures; les familles des Amphientomidae et des Lepidopsocidae se distinguent par leurs ailes recouvertes d'écailles analogues à celles des papillons. Chez beaucoup d'espèces, les femelles sont brachyptères ou microptères.

L'abdomen, partagé en neuf urites visibles, se termine par un bloc anal de type orthoptéroïde marqué souvent d'une plage de trichobothries sur les paraproctes et par les organes copulateurs ou de ponte; chez les femelles, l'ovipositeur court possède six valves, les valves inférieures étant styliformes. Il n'y a pas de cerques.

Les psoques se nourrissent principalement d'Algues et de moisissures, de Lichens et de débris végétaux. Leur habitat, qui requiert une certaine humidité ambiante, peut être arboricole (tronc, branches, feuilles) ou lapidicole, voire cavernicole, et quelques espèces de Trogiidae et de Liposcelidae pénètrent dans les maisons (« poux » des vieux livres). Le plus souvent, ils vivent groupés, avec parfois des activités grégaires coordonnées (conduisant à la construction de toiles coloniales) qui peuvent modifier leur morphologie, comme chez *Psyllipsocus ramburi,* où, d'après Badonnel, le groupement apparaît comme une condition nécessaire au développement complet des ailes.

En général, une courte parade nuptiale exécutée tout autour de la femelle par le mâle dont les ailes vibrent intensément, précède l'accouplement. Finlayson et Badonnel ont montré que la fécondation s'effectue la plupart du temps par l'intermédiaire d'un spermatophore qui est édifié chez le mâle pour les Psocomorphes, chez la femelle, dans la spermathèque même, pour les Trogiomorphes et les Troctomorphes. Les œufs, au chorion très finement plissé (chagriné), sillonné ou lisse suivant les espèces, sont déposés puis recouverts de soie ou de déjections. L'éclosion se fait grâce à l'ovirupteur que l'embryon porte sur la région frontale et elle est immédiatement suivie de la mue embryonnaire, qui libère les antennes et les pattes du jeune Insecte. Quelques cas de viviparité sont connus (*Archipsocus* par exemple) et la parthénogenèse thélytoque est obligatoire chez certaines espèces, dont *Psyllipsocus ramburi,* mais facultative et géographique pour d'autres *(Reuterella).*

▼ *Une femelle de* **Graphopsocus cruciatus,** *l'un des Psocoptères les plus répandus en Europe et que l'on retrouve aussi en Amérique du Nord. Il atteint 4 mm de longueur.*



M. Boulard

Les Psocoptères comptent environ mille espèces, réparties en trois sous-ordres.

Sous-ordre des Trogiomorpha

Les Trogiomorpha ont des antennes composées d'au moins vingt articles, mais les palpes labiaux ne possèdent que deux articles et les tarses sont trimères. Ce sous-ordre comprend les familles des Lepidopsocidae et des Trogiidae.

Sous-ordre des Troctomorpha

Les Troctomorpha, avec les familles des Amphientomidae et des Liposcelidae, diffèrent des précédents par des antennes formées d'une quinzaine de segments.

Sous-ordre des Psocomorpha

Les Psocomorpha, ou Eupsocida, sont caractérisés par des antennes à treize articles, des palpes labiaux uni- ou bisegmentés et des tarses bi- ou trimères; les représentants de ce sous-ordre sont très nombreux et comptent environ 80 % des espèces des Psocoptères.

Ordre des Mallophages

Les Mallophages, ou mangeurs de laine, appelés encore ricins, ou poux des volailles, sont des Exoptérygotes paurométaboles d'assez petite taille (0,3 à 10 mm de longueur), devenus aptères et très plats, vivant sur les Oiseaux ou les Mammifères. Leur tégument, fortement sclérifié, porte des soies régulièrement ordonnées. Suivant les espèces, la pigmentation va du blanc au noir, en passant par la gamme des bruns. La tête, très aplatie mais encore orthognathe, possède des mandibules de type broyeur et porte des antennes courtes et trapues, à trois ou cinq articles. Les yeux, réduits, ne comportent qu'une ommatidie et les ocelles sont absents.

Une caractéristique fondamentale des Mallophages est constituée par leurs tibias antérieurs, qui produisent un « pouce » opposable à la griffe du tarse.

Les Mallophages sont des ectoparasites permanents strictement inféodés à leur hôte : une espèce donnée ne se rencontre généralement que sur une seule espèce de Vertébré, cette dernière pouvant d'ailleurs nourrir plusieurs Mallophages différents. On connaît cependant des exceptions : *Heterodoxus longitarsus,* parasite ordinaire du kangourou, s'est adapté également aux chiens, et il est en outre l'une des rares formes de ce sous-ordre susceptibles de vivre aussi sur l'homme. Les Mallophages se déplacent avec agilité de plumule en plumule ou de poil en poil, grâce à la conformation de leurs pattes. Ils sont attirés par les endroits chauds et humides du corps de leur hôte et se nourrissent de productions épidermiques, de squames, de fragments de duvet ou de poil, de sécrétions cutanées, mais aussi des coquilles de leurs œufs et même de leurs exuvies; quelques-uns sont des hématophages occasionnels, comme *Ricinus fringillae* qui parasite le bruant jaune, ou quasi permanents, comme *Trimenopon jenningsi,* qui blesse les cobayes avec ses mandibules. Trop nombreux, ils souillent la peau par leurs excréments, provoquent des démangeaisons qui irritent l'hôte, troublent son repos et le font dépérir. Ils provoquent la mallophagose trichodectique du bétail ainsi que la phthiriase des volailles, causée principalement par *Menopon pallidum* pour les poules et par *Columbicola columbae* pour les pigeons. En général, les Mallophages ne résistent pas plus de trois jours à la mort de l'hôte. Ils se propagent principalement par les contacts entre les Vertébrés et, accessoirement, par phorésie, utilisant alors les Insectes vulnérants, tels que les moustiques.

Les mâles, toujours plus petits que les femelles, ont des soies plus longues et plus fines. Leurs antennes, souvent plus développées, portent des tubérosités et servent pendant l'accouplement au maintien de la femelle, celle-ci se plaçant au-dessus du mâle. La plupart des espèces sont représentées par les deux sexes, mais certains *Trichodectes* (*T. longicornis* et *T. bovis* notamment) ne sont connus que par des femelles et semblent se reproduire par parthénogenèse. La fécondité varie suivant l'espèce mais elle est toujours importante : douze à quinze œufs sont pondus chaque jour par les *Goniodes* parasites des Gallinacés, et vingt-cinq à trente par le Mallophage du pigeon. Leurs œufs, petits et remarquables par leurs ornementations compliquées, sont collés en paquet par le pôle postérieur sur les plumes ou les poils, à des endroits préalablement ruginés par la mère avec ses mandibules, ou comme chez *Menopon* et *Trimenopon*, ils sont introduits isolément dans le tronçon basal d'un phanère coupé. Dans les conditions ambiantes normales, l'embryogenèse se déroule en une quinzaine de jours et toute l'évolution juvénile en un mois.

Les Mallophages se sont répandus dans le monde entier, grâce à leurs hôtes. Les deux mille sept cents espèces et sous-espèces décrites appartiennent à trois cent trente genres, dont la classification, longtemps sujette à controverse, a été récemment revue par Eichler. Cet auteur distingue trois sous-ordres.

Sous-ordre des Amblycera

Les Amblycera, dont les antennes courtes et capitulées peuvent être rangées dans des sillons céphaliques, ont des mandibules mobiles horizontalement, des palpes maxillaires formés de quatre articles et le thorax trisegmenté; ils comprennent les *Menoponoidea* et les *Gyropoidea*, qui rassemblent, respectivement, des parasites d'Oiseaux et de Mammifères.

Sous-ordre des Ischnocera

Les Ischnocera, aux antennes longues, dépourvus de sillons céphaliques antennifères ainsi que de palpes maxillaires, ont, pour leur part, des mandibules fonctionnant verticalement; leur thorax apparaît bisegmenté (fusion des méso- et métanotum); ils comprennent trois super-familles : les *Goniodoidea* et les *Philopteroidea*, dont les représentants vivent sur les Oiseaux, et les *Trichodectoidea*, qui parasitent les Mammifères.

Sous-ordre des Rhynchophtirina

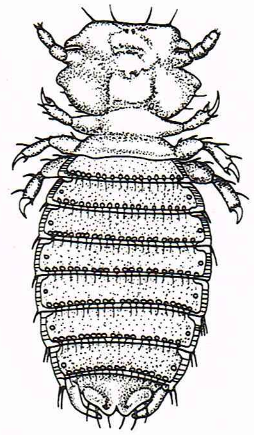
Ce sous-ordre ne comprend que le genre *Haematomyzus*, caractérisé par le long rostre cylindrique prolongeant la tête antérieurement et terminé par la bouche et les mandibules. Deux sous-espèces communément appelées « poux des éléphants » sont : *H. elephantis elephantis* d'Afrique, et *H. elephantis sumatranus* d'Asie.

Ordre des Anoploures

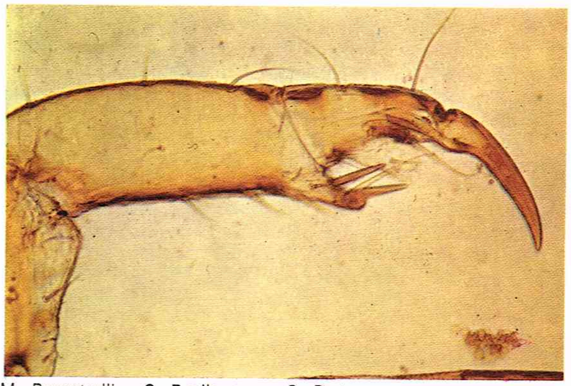
Les Anoploures, ou Siphunculates, appelés vulgairement poux, sont des Exoptérygotes jaunâtres de petite taille (de 0,4 à 6 mm) devenus aptères et aplatis, vivant en ectoparasites hématophages des Mammifères. Ils se distinguent des Mallophages ainsi que de tous les autres ectoparasites par leur appareil buccal piqueur-suceur d'un type très particulier et d'interprétation difficile. La tête, conique, est prognathe, toujours dépourvue d'ocelles et le plus souvent d'yeux. Les antennes, courtes, ne sont constituées que de trois articles chez les *Pedicinus* et chez les stades juvéniles et de cinq chez les adultes des autres genres. Le clypéus forme la partie dorsale du cône buccal, lequel se termine par le labre étroit et semi-annulaire, prolongé par une trompe exertile munie d'un ou deux verticilles de denticules sclérifiés, alors que toute la face ventrale de la tête reste membraneuse chez la plupart des espèces. Les pièces piqueuses se trouvent contenues dans la poche gnathale qui se présente comme un diverticule ventral de l'atrium buccal. On distingue un stylet dorsal d'origine incertaine, provenant de l'hypopharynx ou des maxilles, un stylet médian conducteur de la salive et probablement d'origine hypopharyngienne, et enfin un stylet ventral, qui dériverait du labium.


M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

◀ *Un mâle de* **Chelopistes meleagridis** *(Mallophages).*


I.G.D.A.

▲ *Le Mallophage* **Trichodectes vulpis**, *représenté ici par sa face dorsale, est un parasite d'Animaux carnassiers.*


M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

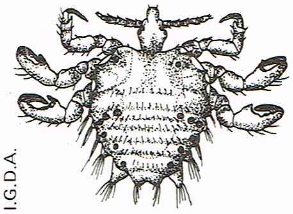
◀ *Détail d'une patte de* **Pediculus humanus**, *le pou de l'homme (× 70).*

La segmentation thoracique est indistincte. Les pattes sont robustes, articulées sur les bords latéraux du thorax, et préhensiles grâce à des dispositifs comparables à ceux des Mallophages.

L'abdomen, ovoïde, plus ou moins allongé, présente ordinairement de six à neuf urites. Chez la femelle, des appendices terminaux assimilés à des gonopodes permettent, lors de la ponte, de saisir le poil qui sert de support.

Parmi les particularités anatomiques des différents systèmes internes, on retiendra la présence de quatre glandes salivaires volumineuses, sécrétant les principes anticoagulants et irritants de la salive, un appareil trachéen très développé communiquant avec l'extérieur au moyen de sept paires de stigmates (une thoracique et six abdominales), et un système nerveux concentré, les ganglions du thorax et de l'abdomen étant réunis en une seule masse. Chez la femelle, on trouve deux volumineuses glandes cholétériales débouchant dans les oviductes, mais pas de spermathèque; chez le mâle, les vésicules séminales sont longues et larges. Ces deux derniers caractères peuvent être mis en relation avec le fait que les accouplements sont très fréquents chez les poux. Le mâle se place sous la femelle et redresse son abdomen pour joindre les genitalia.

La fécondité, qui varie avec les espèces, est toujours importante : pendant la période de ponte, qui dure en



I.G.D.A.

▲ *Le morpion,* **Phthirus pubis,** *en vue dorsale.*

moyenne une quinzaine de jours, *Pediculus humanus corporis* émet quotidiennement de douze à quatorze œufs, *Haematopinus eurysternus,* le pou des vaches, de trente à cinquante, et *Polyplax spinulosa,* le pou des rats, jusqu'à soixante-dix. Les œufs, appelés lentes, possèdent un chorion plus ou moins ornementé et sont munis d'un opercule de sortie dont la micro-sculpture apparaît souvent différente de celle de la coque. Ordinairement, ils sont fixés aux poils de l'hôte par la sécrétion cholétérique, le pôle operculé restant toujours libre. Dans des conditions normales, l'embryogenèse est généralement rapide et dure de quatre à huit jours, mais de faibles variations, notamment un peu de chaleur sèche, sont nocives aux œufs. Les jeunes poux sortent en soulevant l'opercule, grâce à la pression sanguine ou à un *ruptor ovi.* Ils ressemblent à leurs parents, sucent le sang dès leur éclosion, effectuent trois mues et accomplissent leur croissance en une semaine. Les saisons n'ont aucune influence sur les générations, qui se succèdent sans interruption sur l'hôte. Par contre, si la température du porteur augmente ou s'abaisse, les poux se répandent sur le pelage et cherchent à passer sur d'autres individus ; à n'importe quel stade du développement, une température de 54 °C pendant une demi-heure suffit à les détruire.

La présence de poux sur l'hôte provoque un certain nombre d'affections directes, réunies sous le nom de phthiriase hématopinique (prurit, dermatite, lésions de grattage, amaigrissement, etc.), et indirectes, comme les piroplasmoses et anaplasmoses bovines, et des rickettsioses, particulièrement le typhus exanthématique chez l'homme.

On connaît environ deux cent vingt-cinq espèces de poux ; deux sont inféodées à l'homme, une vingtaine aux Animaux domestiques et le reste est lié aux autres Mammifères (excepté les Marsupiaux), y compris les Mammifères marins, ce qui tend à démontrer que ces derniers sont plus anciens que les Anoploures. L'ordre comprend trois familles naturelles.

Les **Haematopinidae,** totalement aveugles, au corps plutôt allongé et couvert de soies sont des parasites exclusifs des Mammifères terrestres. On rencontre *Haematopinus eurysternus* sur les bovins, *H. ventricosus* sur les lapins, et *Limognathus setosus* sur les chiens.

Les **Echinophthiriidae,** également aveugles mais au corps trapu, couvert d'échinules ou d'écailles, vivent uniquement sur les Mammifères marins. *Echinophthirius horridus* se tient dans les narines des phoques et s'y trouve enfermé lorsque ceux-ci plongent ; les *Antarctophthirus,* qui restent dans la fourrure des otaries, portent sur le dos de nombreuses petites écailles qui retiennent l'air nécessaire à leur respiration durant les plongées.

Les **Pediculidae,** pourvus d'yeux pigmentés, parasitent l'homme et les singes. *Pediculus humanus,* avec ses deux formes *capitis* et *corporis,* attaque les gens malpropres, de même que le morpion *Phthirus pubis ;* deux autres espèces de *Phthirus* vivent, l'une sur le gorille et l'autre sur les chimpanzés.

Les « Rhynchotes »

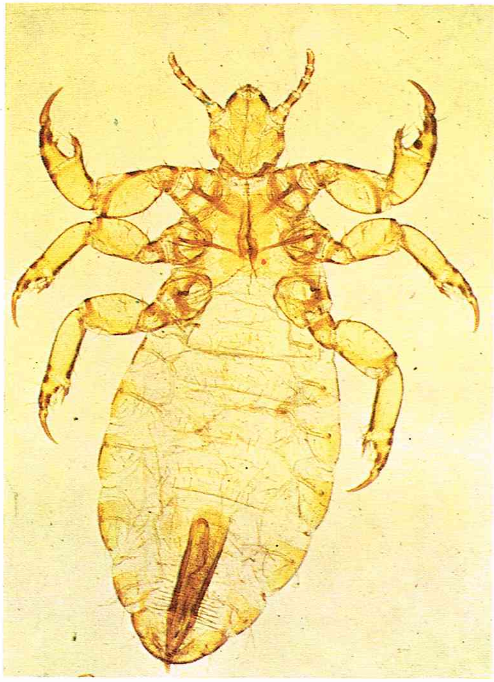
Les Insectes ainsi nommés appartiennent à deux ordres si proches qu'ils ont été pendant longtemps et restent encore considérés par nombre d'entomologistes comme les deux subdivisions d'un même ordre, baptisé originellement Hémiptères par Linné en 1758. Le terme Hémiptères est satisfaisant du point de vue de l'homogénéité de la nomenclature, puisqu'il s'achève en *-ptères* (ailes), de même que les noms de presque tous les ordres de Ptérygotes. Mais le caractère alaire auquel il fait allusion (ailes antérieures coriaces dans leur moitié basale et membraneuses dans l'autre moitié) ne s'observe en fait que chez une minorité des Insectes réunis sous cette appellation.

Le terme de « Rhynchotes », substitué à celui d'Hémiptères par Fabricius en 1803 puis par Burmeister en 1835, présente l'avantage d'être fondé sur une particularité vraiment commune à tous ces Insectes : le rostre ou « trompe » (*rhynchos* en grec) que constituent leurs pièces buccales piqueuses. Néanmoins, le terme de « Rhynchotes », discordant parmi les autres noms d'ordres, est resté assez peu utilisé. La dénomination la plus généralement admise résulte de la subdivision par Latreille en 1810 des Hémiptères en deux sous-ordres, les Homoptères et les Hétéroptères ; elle n'est pourtant guère satisfaisante, car « Hémiptères-Homoptères » constitue une antinomie et « Hémiptères-Hétéroptères » un pléonasme.

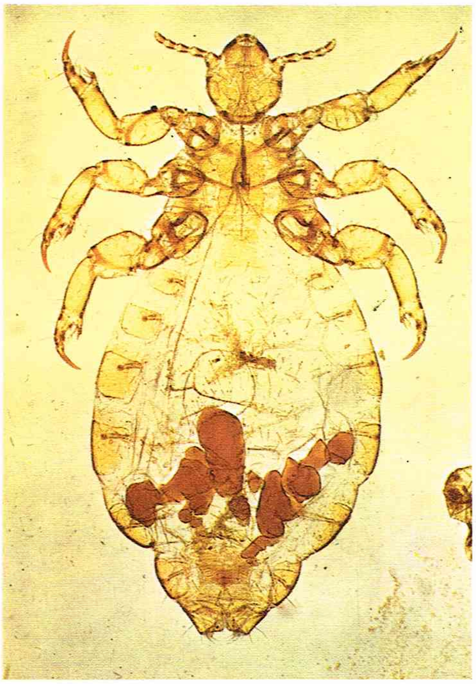
Cette difficulté de terminologie disparaît lorsqu'on se rend compte que les deux groupes en question sont reconnus à l'heure actuelle comme des ordres bien distincts : d'une part les Homoptères, d'autre part les Hémiptères *sensu stricto.* Certes, les seconds dérivent sans aucun doute des premiers, plus anciens qu'eux, mais, depuis le Trias, ils ont évolué séparément. Aujourd'hui, la différence entre les Homoptères et les Hémiptères est plus grande que celle qui existe entre les Trichoptères et les Lépidoptères, lesquels, eux aussi proches parents à l'origine, forment maintenant, selon l'avis général, deux ordres indépendants.

Caractères communs aux Homoptères et Hémiptères. Le seul caractère à la fois constant chez les « Rhynchotes » et bien différent de ce qui existe chez les autres Insectes tient à la conformation des pièces buccales. En général, le seul élément de ces pièces visible à l'extérieur est le

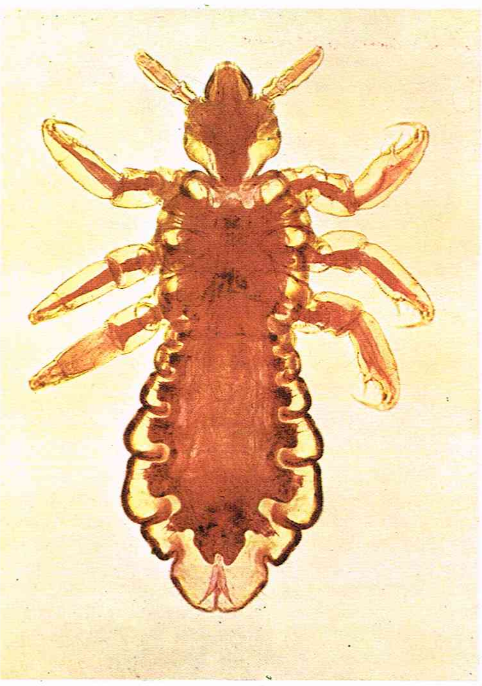
▼ *A gauche, microphotographie d'un mâle de* **Pediculus humanus corporis,** *le pou de corps de l'homme (× 21 × 1,3) ; au centre, une femelle de la même espèce (× 15 × 1,3) ; à droite,* **Pediculus humanus capitis,** *le pou de tête (× 36 × 1,3).*



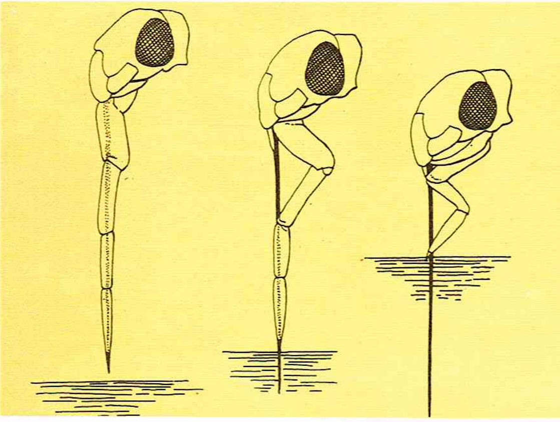
M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



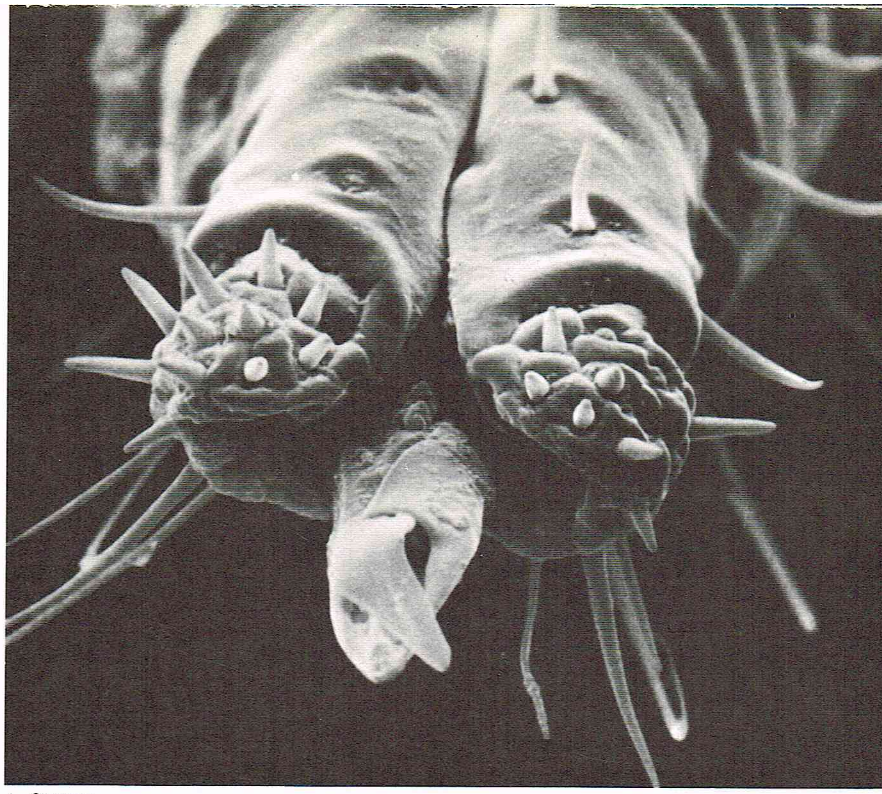
M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



I.G.D.A.



J. Carayon

▲ *A gauche, schéma de la piqûre d'un Rhynchote, montrant comment le labium (rostre) guide les stylets, puis se raccourcit pour permettre leur pénétration. A droite, micrographie électronique de l'apex du rostre d'une punaise de lit (document réalisé avec le microscope électronique à balayage du laboratoire de géologie du Muséum).*

rostre, formé principalement par le labium allongé, segmenté et creusé en gouttière sur toute sa longueur. Quatre fins stylets, bien plus longs encore, sont chacun profondément insérés à l'intérieur de la tête dans une *poche gnathale*. Très mobiles grâce à des muscles qui les font saillir ou se rétracter, ces stylets se réunissent à la base du labium et alors, étroitement coaptés, constituent un faisceau logé au repos dans la gouttière rostrale. Les deux stylets internes, ou maxillaires, ménagent entre eux un canal alimentaire et un canal salivaire. Ils sont entourés par les stylets mandibulaires, dentés en scie vers l'extrémité, qui jouent le rôle principal dans la pénétration des tissus où l'Insecte puise sa nourriture.

L'hypopharynx, non transformé en stylet vulnérant comme chez les moustiques, est une pièce assez courte, massive, dont la partie antérieure, effilée, se place entre les stylets buccaux près de leur jonction et les guide grâce à des rainures latérales, où ils s'engagent. Dans le corps de l'hypopharynx se trouve une *pompe salivaire* complexe, fonctionnant selon le principe des pompes à diaphragme ; elle aspire la salive provenant des glandes labiales, puis l'injecte dans le canal salivaire des stylets.

Deux paires de plaques contribuant à former les parois latérales de la tête caractérisent également les « Rhynchotes ». Les unes, antérieures, nommées *plaques lorales*, ou *lorum*, ou encore « *plaques mandibulaires* », semblent être de simples replis du tégument céphalique. Derrière elles, les *plaques maxillaires* représentent vraisemblablement la majeure partie des maxilles, dont la lacinia se serait transformée en stylet.

D'autres caractères, moins significatifs, s'observent chez la plupart des « Rhynchotes », sinon chez tous. Les antennes, généralement courtes, sont composées d'un petit nombre d'articles. Le thorax ne montre en vue dorsale qu'un pronotum en général grand et le scutellum mésothoracique. Les ailes antérieures sont d'ordinaire plus sclérifiées que les postérieures, qu'elles recouvrent au repos. L'aptérisme, ou le brachyptérisme, sont fréquents. L'abdomen est composé de onze segments, dont le premier, plus ou moins réduit, est fusionné avec le suivant ; les huitième et neuvième urites des femelles portent un ovipositeur plus ou moins développé. Les ovaires sont acrotrophiques. Les cerques sont toujours absents. Les glandes labiales, dites encore « salivaires », sont très développées et comportent une paire de glandes principales et une paire de glandes accessoires. Chez les « Rhynchotes », la symbiose avec des microorganismes logés dans des « mycétomes » ou dans des diverticules intestinaux est très fréquente.

Différences entre Homoptères et Hémiptères. Les différences les plus nettes s'observent dans la conformation de la tête et dans celle des ailes.

Chez les Homoptères, la tête est en général très infléchie par rapport à l'axe longitudinal du corps et située derrière le rostre, qui s'y insère dans la région basale ; sa paroi est uniquement membraneuse, sans limite visible jusqu'au bord antérieur du thorax ; c'est pourquoi on a l'impression que le rostre naît entre les pattes.

Chez les Hémiptères, la tête, peu ou pas infléchie, porte à son extrémité antérieure le rostre, et montre derrière lui une région ventrale non pas membraneuse, mais sclérifiée, appelée la *gula*, dont le bord postérieur est bien délimité. En outre, le *tentorium*, ou endosquelette du crâne, présent chez la plupart des Insectes et notamment chez les Homoptères, fait défaut chez les Hémiptères.

Alors que les ailes antérieures des Homoptères ont une consistance uniforme souvent un peu cornée, celles des Hémiptères, appelées *hémélytres*, sont en général divisées par une ligne oblique en deux parties : la *corie*, basale, assez épaisse et dure, et la *membrane* apicale, mince et souple. Sur les ailes postérieures, le sillon principal, nommé *sillon cubital*, simple chez les Homoptères, se divise ordinairement en deux branches chez les Hémiptères. Les différences alaires, très marquées dans la plupart des cas, sont parfois peu ou pas visibles. Quelques Hémiptères actuels, qui figurent en général — on doit le souligner — parmi les représentants les plus « primitifs » de l'ordre, ont des ailes antérieures dépourvues de division nette entre la corie et la membrane, et donc assez comparables à celles des Homoptères. D'autre part, les ailes antérieures de certains Homoptères montrent une ligne nodale oblique que l'on peut considérer comme l'ébauche d'une délimitation entre la corie et la membrane. C'est pourquoi, lorsque seuls les caractères des ailes et quelques autres caractères morphologiques sont visibles, comme c'est le cas chez les premiers Hémiptères fossiles, encore très proches d'ailleurs des Homoptères, il peut être difficile de reconnaître auquel des deux ordres on a affaire.

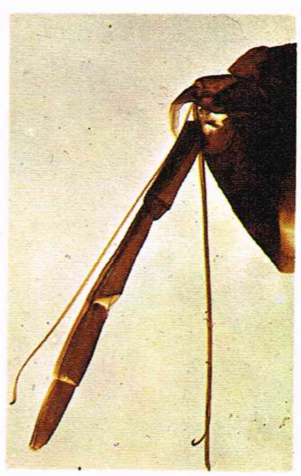
Même lorsqu'un des grands critères habituels ne peut être utilisé, les Homoptères et les Hémiptères actuels peuvent être distingués grâce à un ensemble de différences morphologiques, anatomiques et structurales, peut-être moins apparentes mais néanmoins significatives.

Ordre des Homoptères

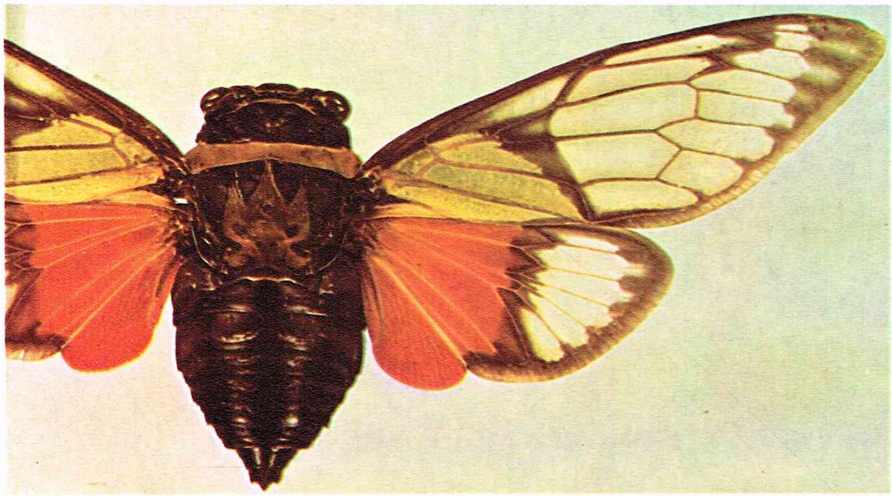
Aux caractères fondamentaux séparant les Homoptères des Hémiptères (tête opisthognathe dépourvue de gorge, et ailes antérieures homogènes ou *homélytres*) s'ajoute un certain nombre de particularités structurales et bionomiques. Au repos, les Homoptères placent leurs ailes en toit au-dessus de leur corps (position stégoptère). Leur tégument est riche en formations glandulaires, surtout cirières. Ce sont des Insectes exclusivement terrestres qui ne se nourrissent que de sève ou de sucs cellulaires. Le tube digestif, sans doute le plus complexe qui soit chez les Insectes, possède généralement, excepté chez certains Fulguroïdes et Cochenilles Diaspides, un dispositif remarquable, la *chambre filtrante*, qui permet l'expulsion d'excréments sucrés connus sous le nom de *miellat*. Les symbiontes sont groupés dans des cellules spéciales, les *mycétocytes*, ou dans des cellules sanguines. La ponte est endophyte ou exophyte et le développement graduel présente des cas d'hémimétabolie, d'allométabolie et de paramétabolie.

L'ordre des Homoptères, qui réunit un grand nombre d'espèces dont environ cinquante mille sont connues,

▼ *Appareil buccal suceur d'un Hémiptère, vu de profil (× 14) ; de part et d'autre du labium composé de quatre articles, on voit les stylets maxillaires et mandibulaires qui y sont normalement logés.*



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



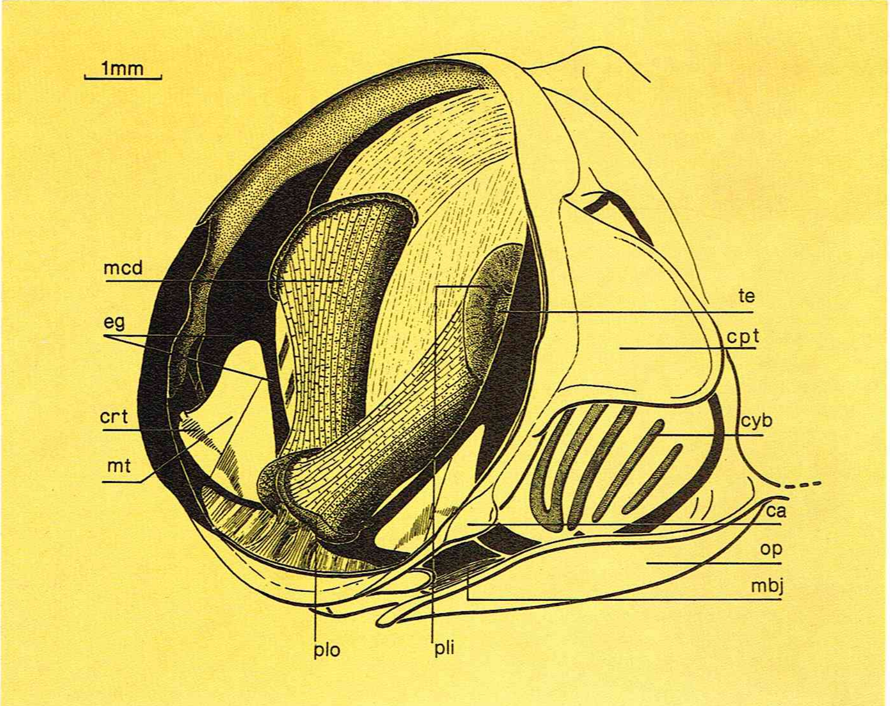
M. Boulard

▲ **Salvazana imperialis,** ***la cigale impériale du Laos; son envergure atteint 12 cm.***

▼ ***Appareil sonore et appareil auditif d'une cigale mâle,*** **Cicada orni,** ***en vue trois quarts postérieure droite. te, tendon reliant le muscle à la face interne de la cymbale; cpt, cymbacalypte; cyb, cymbale; ca, capsule auditive; op, opercule; mbj, membrane jaune; pli et plo, plateaux d'insertion et d'origine du muscle cymbalique gauche; mt, miroir ou tympan; crt, crista tympanique; eg, épigastre; mcd, muscle cymbalique droit (schéma original).***

se subdivise en trois sections : les Auchenorhyncha et les Sternorhyncha, abondants et répartis sur tout le globe, renferment de nombreuses formes nuisibles aux cultures, ainsi que des trophobiontes pour les fourmis qui s'alimentent de leur miellat; les Coleorhyncha forment un petit groupe relicte confiné à la région tasmanienne.

Chez les *Auchenorhyncha,* le rostre est inséré en avant de la base des pattes antérieures; les antennes sont munies d'un scape et d'un pédicelle bien développés, puis d'un nombre variable d'articles sétiformes aux séparations imprécises. Les ocelles sont au nombre de deux et parfois trois. Les tarses sont trisegmentés. La plupart de ces Insectes sont sauteurs, non pas à la manière des Orthoptères, mais par le jeu de muscles intrathoraciques agissant sur l'articulation de la hanche et du trochanter des pattes postérieures; celles-ci, constituées comme les autres pattes, quoique plus longues, possèdent à l'apex des tibias une demi-couronne de forts spicules, qui font office de crampons au moment du saut. Enfin, les mâles peuvent avoir un appareil stridulant plus ou moins développé, qui est caractéristique et sans équivalent dans la classe des Insectes; les femelles sont pourvues d'un ovipositeur térébrant ou tranchant. Les Auchenorhyncha sont répartis en quatre super-familles : les Cicadoidea, les Cercopoidea, les Cicadelloidea et les Fulgoroidea.



M. Boulard

Super-famille des Cicadoidea

Les Cicadoidea, ou cigales, s'opposent à tous les autres Auchenorhyncha par des caractères morpho-anatomiques et biologiques particuliers : une tête pourvue de trois ocelles, un corps massif au mésonotum très développé, trapézoïdal et bombé, un organe sonore et un système auditif très élaborés, l'absence d'appareil saltatoire, et un ovipositeur en forme de tarière lancéolée. Ce sont des hémimétaboles particulièrement remarquables : la vie imaginale, très brève, quelques semaines au plus, contraste avec la vie larvaire souterraine toujours fort longue, laquelle peut durer cinq ans pour *Lyristes plebeius,* notre plus grosse espèce, dix-sept ans pour *Magicicada septemdecim* (nord de l'Amérique), qui détient sans doute le record de longévité chez les Arthropodes.

Les cigales comptent deux mille espèces, surtout héliophiles et répandues dans les régions chaudes du globe; une douzaine d'espèces habitent la France, principalement dans le Sud. Elles offrent une grande variété de tailles et de couleurs. La plus grande, *Pomponia imperatoria* de Malaisie (10 cm de long), et la plus petite, *Prunasis pulcherrima* du Brésil (12 mm de long), sont les deux espèces extrêmes du groupe. Beaucoup de genres comme *Gaeana, Tosena, Salvazana* et *Muansa* présentent des ailes brillamment colorées, rivalisant de beauté avec les papillons. Très généralement, les mâles et les femelles possèdent le même habitus, mais on connaît quelques rares cas d'hétérochromie et de brachyptérisme liés aux sexes : ainsi chez *Musoda flavida,* les mâles sont verts et les femelles sont brunes; les femelles de *Spoerryana llewelyni* ont des ailes très réduites par rapport à celles des mâles. Cette dernière espèce, ainsi que quelques autres, vit exclusivement dans la strate herbacée, bien qu'en grande majorité, les cigales se tiennent sur les arbres. Les ailes peuvent être transparentes comme chez *Lyristes* et *Cicada* ou plus ou moins couvertes de dessins évoquant la texture des écorces, comme chez les *Platypleura* et les *Ugada,* par exemple, ou celle des thalles lichéniques comme chez *Pycna hecuba* et les *Orapa,* ou bien encore, et c'est le cas des *Hovana* et des *Lacetas,* elles ressemblent à des feuilles. Ces livrées rendent les cigales difficiles à voir et seul leur chant permet de les repérer. Le chant est une stridulation émise grâce à un appareil fort complexe, apanage des mâles. Il convient de donner quelques indications sur sa structure et ses particularités, en raison de son entité biologique et de son importance taxionomique.

Contrairement aux dispositifs acoustiques connus chez les autres Insectes, qui mettent en œuvre des attributs portés par des parties — modifiées ou non — du corps dont la fonction première n'est pas d'émettre des sons, celui des cigales est un organe original voué uniquement à la stridulation. Situé dans le premier urite, il comprend deux ensembles symétriques par rapport au plan sagittal. Pour chacun, l'élément sonore est une plaque courbe de cuticule parcheminée, renforcée de côtes mais déformable, appelée timbale ou cymbale. Chaque cymbale est reliée à un muscle extrêmement puissant par une pièce moyenne tendineuse faite d'une lame attachée à la face interne de la timbale et d'un plateau donnant insertion au muscle; celui-ci prend son origine sur l'entogastre, pièce squelettique interne médioventrale, propre aux cigales mâles. La contraction des muscles cymbaliques déprime les timbales, et le relâchement leur permet de reprendre leur courbure première, chaque déformation s'accompagnant de claquements. Les contractions fort rapides (environ trois cent quatre-vingts par seconde), la mise en vibration des cymbales (environ quatre mille cinq cents cycles à la seconde) et l'amplification des sons qui en résulte par le biais de véritables caisses acoustiques : telle est l'origine du chant des cigales. On peut distinguer une caisse de résonance principale, impaire, interne et constante, occupant la plus grande partie de l'abdomen, et deux ou quatre enceintes accessoires, paires, latéro-externes, pouvant être incomplètes ou même manquantes. Le plus fréquemment, elles sont ventrales, constituées par l'espace compris entre le corps et les opercules, plaques épimérales de dimensions variables selon les espèces. Très peu de cigales sont dépourvues d'opercules (cas exceptionnel des *Pulcherrima*), dont le rôle premier est sans doute de protéger les fines membranes de la caisse interne, les membranes

jaunes et les miroirs, ces derniers étant aussi les tympans de l'appareil auditif (lequel comprend en outre deux capsules renfermant les éléments intégrateurs). Des enceintes dorsales existent également, mais pas chez tous ces Rhynchotes. Elles revêtent une importance particulière, puisque l'on établit la classification supérieure des Cicadoidea en fonction de la présence et des particularités de ces organes. Les enceintes dorsales comprennent l'espace entre la timbale et un volet tergal ou *cymbacalypte* émanant du second urite; les espèces (environ mille deux cent cinquante) formant la famille des **Cicadidae** sont seules à les présenter : closes ou presque dans la sous-famille des *Platypleurinae (Platypleura* et *Lyristes)* mais largement ouvertes chez les *Cicadinae (Cicada* et *Gaeana)*.

Les **Tibicinidae,** dépourvus d'enceintes dorsales (les cymbacalyptes manquent et les timbales sont à nu), ont pour type *Tibicina haematodes,* notre belle cigale rouge. Deux espèces relictes, confinées au sud de la région australo-tasmanienne, ne possèdent que des timbales rudimentaires et non fonctionnelles; ces espèces représentent les **Tettigarctidae** dont les autres formes connues sont des fossiles du Mésozoïque.

Enfin, chez un très petit nombre, les **Platypediidae,** l'organe cymbalique fait curieusement défaut; les *Platypediinae,* nord-américaines, n'ont d'autre ressource pour bruire que de frapper leur corps avec leurs ailes, tandis que les *Ydiellinae,* de la Côte-d'Ivoire, disposent d'une crête stridulatoire alaire.

Le chant des cigales, qui chez de nombreuses espèces (*Cicada, Magicicada, Quesada,* etc.) semble jouer un rôle important dans le regroupement des populations, est avant tout un appel nuptial chez d'autres *(Lyristes, Cicadatra, Cicadetta,* etc.). Lorsqu'elles sont sexuellement mûres, les femelles rejoignent les mâles et s'accouplent à eux, certaines après un court prélude où elles claquent des ailes *(Cicadatra, Tibicina, Cicadetta* et *Spoernyana)*.

L'appareil reproducteur femelle présente des caractères dignes d'intérêt; il s'ouvre à l'extérieur par deux orifices, l'un pour la copulation, l'autre pour la ponte, et il offre un bel exemple de substitution de fonction; en effet, un organe banal comme l'oviducte commun, qui n'est à l'origine qu'un simple tube musculaire conducteur d'ovules, a acquis le rôle capital perdu par la spermathèque; cette dernière est une formation très différenciée mais dont la fonction secondaire, sécrétrice, a supplanté la fonction principale de réception et de mise en réserve des spermatozoïdes destinés à la fécondation (Boulard).

Selon les espèces, la femelle dépose environ quatre cents œufs dans des logettes, simples ou doubles, creusées dans des tiges vivantes ou mortes. Durant cette opération, elle garde la tête en haut (exceptionnellement en bas comme c'est le cas pour l'espèce française *Cicadetta pygmea,* et pour *Spoerryana llewelyni* du Kenya).

Dès leur naissance, les larves vont gagner le sol et s'y enfoncer au moyen de leurs pattes antérieures conformées pour fouir et couper, tandis que les pattes intermédiaires, inversées et utilisées comme des béquilles, leur permettent de se mouvoir aisément dans les terriers tubulaires. Les larves aspirent la sève des racines et par la suite urinent abondamment.

Une particularité bionomique remarquable des cigales tient au fait que les larves utilisent leur urine pour amollir le front de mine de leurs galeries et en maçonner les parois. Chez certaines espèces des forêts équatoriales africaines, ce maçonnage se traduit par la formation d'une gangue quasi imperméable et par suite le liquide excrémentiel s'accumule au fond du terrier. Les larves de *Muansa clypealis* et de certains *Ugada* se sont adaptées à ce milieu aqueux peu commun, grâce à des glandes spéciales qui sécrètent un épais tapis de cire laineuse, isolant les stigmates et servant de réserve d'air. Les larves séjournent, immergées, dans leur logette, et vont de temps à autre respirer et renouveler leur provision d'air en faisant légèrement saillir leur abdomen cireux au-dessus de la surface du liquide (Boulard). Au cours du dernier stade, les larves agrandissent leur mine vers le haut, en un long puits qu'un petit nombre d'espèces, dont *Muansa clypealis* et la cigale de dix-sept ans, prolongent au-dessus du sol par une tour de terre d'environ 15 cm de hauteur, mais pouvant atteindre 50 cm pour celle de *Fidicina chlorogena,* espèce brésilienne.

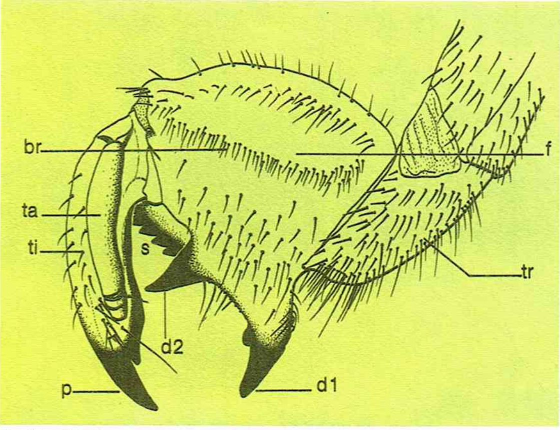


M. Boulard



M. Boulard

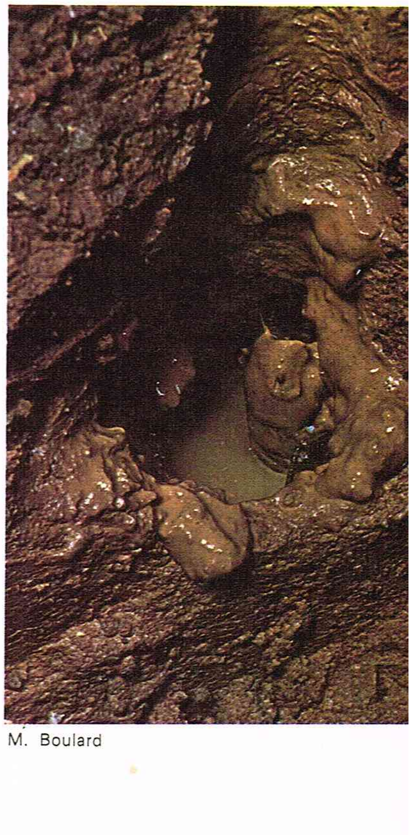
▲ *A gauche, une cigale,* Cicadetta montana, *en train de pondre (Europe). A droite,* Pycna hecuba *(Afrique orientale).*



J. Boudinot

◀ *Face interne de la patte fouisseuse droite de la larve de* Cicada orni *au dernier stade; f, fémur; tr, trochanter; d¹, d², crocs fémoraux; p, pioche tibiale; s, scie fémorale; ti, tibia; ta, tarse; br, brosse (d'après Boulard).*

▼ *La larve de* Muansa clypealis, *qui passe son dernier stade larvaire en milieu aqueux, rebouche ici son terrier.*



M. Boulard

Les cigales comptent très peu d'espèces nuisibles; cependant quelques-unes se révèlent être des obstacles sérieux pour la canne à sucre et les caféiers. Les Oiseaux (moineaux, guêpiers, hérons notamment) sont les principaux ennemis des cigales. Enfin, sur tous les continents, des ethnies consomment les plus grosses espèces, particulièrement larves et adultes en éclosion.

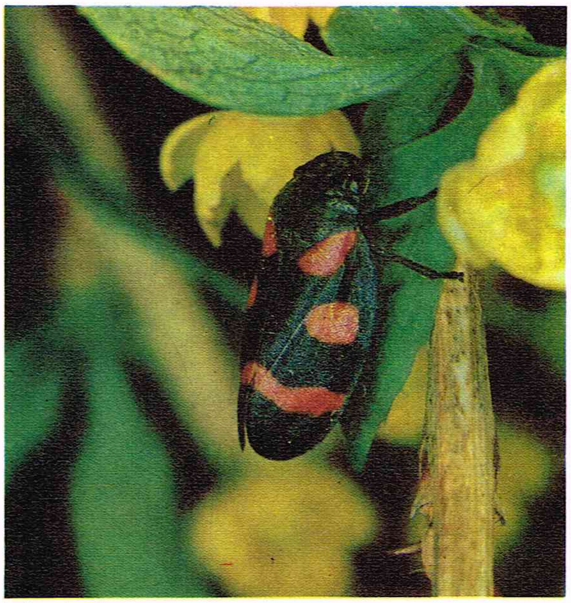
Super-famille des Cercopoidea

Les Cercopoidea, ou cercopes, de taille moyenne ou petite, se reconnaissent d'emblée à leur forme trapue, à leur mésonotum triangulaire et à leurs tibias postérieurs, cylindriques et munis d'un ou deux gros spicules sur la face externe. Ils comprennent mille cinq cents espèces composant quatre familles très inégales : les *Cercopidae,* les *Aphrophoridae,* les *Clastopteridae* et les *Machaerotidae,* les deux premières étant numériquement les plus importantes. De teinte neutre le plus souvent, les cercopes présentent parfois de belles livrées : taches et rayures rouges sur fond noir des *Hemitriecphora* européens, jaune marbré de blanc ou de gris des *Ptyelus flavescens* africains, lesquels ont en outre les yeux bleus. Arboricoles et graminicoles, les cercopes se trouvent des régions chaudes aux zones tempérées froides; notre faune en compte une douzaine d'espèces. Pour la marche, ils n'utilisent que les deux premières paires de pattes, la dernière se trouvant repliée sous le corps, prête pour la vigoureuse détente qui précède toujours le vol. L'ovipositeur a la forme d'une lame tranchante et la ponte est endophyte.

C'est lors de leur développement postembryonnaire, du type hémimétabole, que ces Rhynchotes offrent le



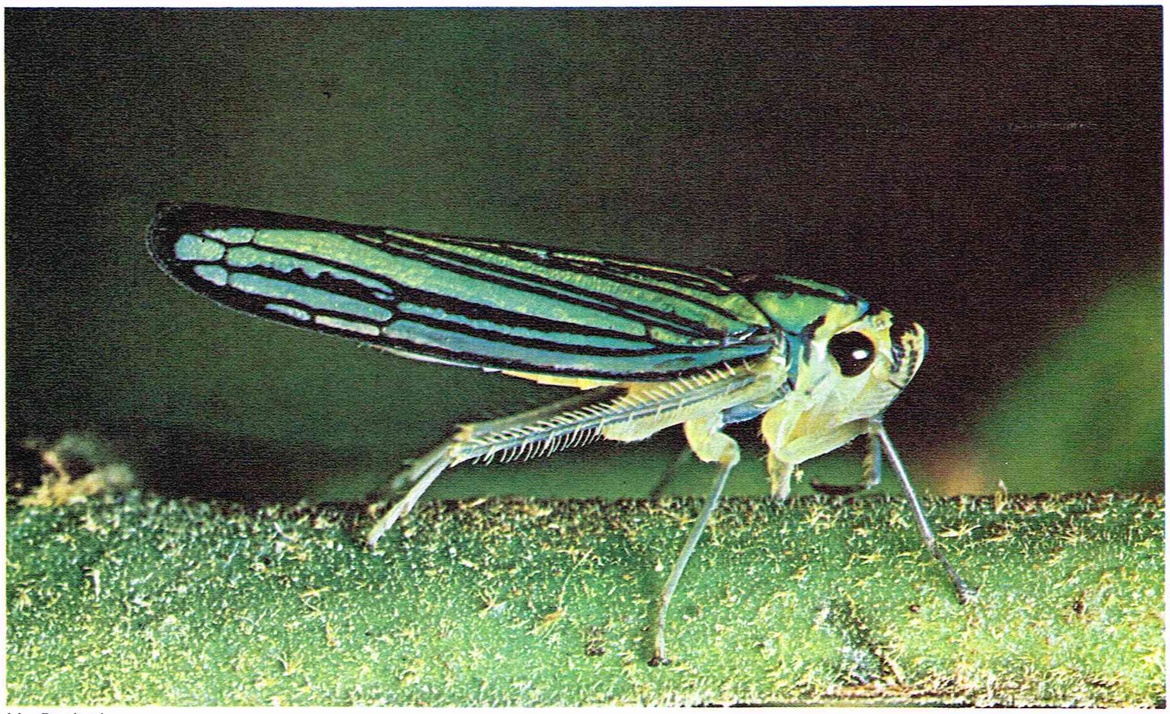
M. Boulard



I. Bucciarelli

▲ *A gauche, une larve isolée du cercope africain* Ptyelus flavescens *construisant son abri de bulles; cette espèce atteint 18 mm. A droite,* Cercopis sanguinolenta, *un Cercopide européen.*

plus d'intérêt sur le plan biologique. La larve, qui ne saute pas, accomplit toute sa croissance, et souvent même la mue imaginale, dans un milieu spumeux, appelé « écume printanière » ou « crachat de coucou », qu'elle produit grâce à une particularité structurale remarquable. Des replis tergaux de l'abdomen forment une cavité ventrale, tubulaire, dans laquelle s'ouvrent les orifices respiratoires, et qui peut être fermée par un clapet constitué des deux derniers urites. Dès sa naissance, la petite larve se place tête en bas, aspire de la sève puis, par l'anus, émet en abondance un liquide qui l'entoure bientôt totalement. Alors, contractant la cavité sternale, elle « insuffle » l'air dans le liquide et celui-ci, légèrement filant, en partie grâce à la sécrétion de glandes pariétales situées près de l'anus, se gonfle de bulles. Excrétion et contractions continuent jusqu'à ce que l'Insecte disparaisse sous une grosse masse spumeuse, qu'il n'aura plus ensuite qu'à entretenir. Les espèces grégaires comme les *Ptyelus* africains et malgaches constituent ainsi, par la coalescence des masses spumeuses individuelles, des manchons d'écume gouttant sans cesse au point de former des flaques aux pieds des arbres (principalement des Légumineuses) qu'ils parasitent.



▶ Poecilocarda nigrinervis, *une cicadelle d'Afrique centrale, en train de s'alimenter sur un rameau de cacaoyer.*

M. Boulard

Les **Machaerotidae,** surtout représentés en Orient et en Australie, édifient, en plus de l'écume, des abris solides, en cônes allongés, ou droits comme chez les *Pectinariophyes,* ou hélicoïdaux comme font les *Soamachaerota;* ces abris sont construits grâce à des déchets digestifs calcareux. Une fente ménagée selon une génératrice de la face collée au rameau permet le passage des pièces buccales. Peu de Cercopes sont nuisibles; on retiendra seulement les *Thomaspis* d'Amérique centrale et les *Mahanarva* du Brésil qui sont capables de spolier les cannes à sucre jusqu'à entraîner leur dépérissement.

Super-famille des Cicadelloidea

Les Cicadelloidea ou Jassoidea rassemblent plus de neuf mille Homoptères paurométaboles que distinguent trois caractères principaux : des tibias prismatiques garnis d'épines, la nervation homélytrale, dépourvue de veine sous-costale mais dont la veine médiane bifurque au moins une fois, et les branches antérieures du tentorium sans connexion avec la postérieure.

Les Cicadelloidea comprennent sept familles : les Nicomiidae, les Biturritiidae, les Aetalionidae, les Membracidae, les Hylicidae, les Eurymelidae et les Cicadellidae. Les trois premières familles et la cinquième sont des groupes relictes, mais les autres peuvent être considérées comme arrivées au stade buissonnant de leur évolution. Ils vivent tous sur des arbres ou sur des herbes et certains ont une grande importance économique soit par spoliation et lyse salivaire, soit par transmission de maladies à virus lors des prises de nourriture, soit par leur miellat qui provoque sur les feuilles des brûlures osmotiques ou entraîne le développement de la fumagine.

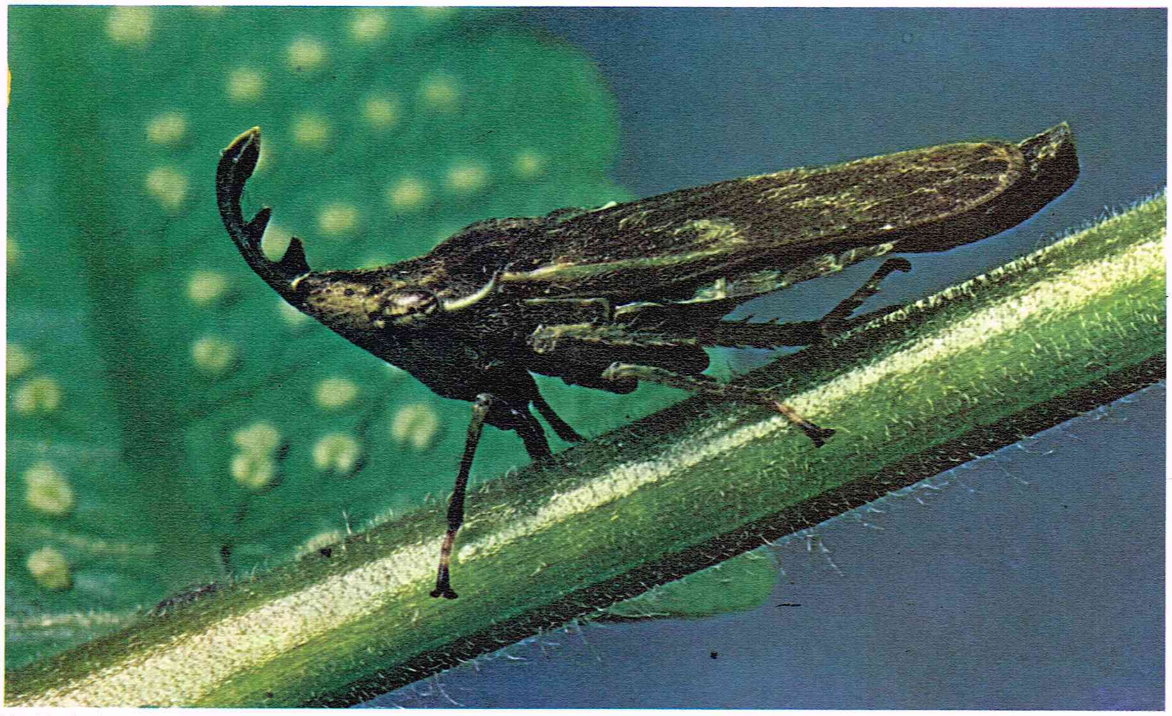
Les cicadelles les plus pernicieuses appartiennent à la famille des **Cicadellidae** ou **Tettigellidae** dont on connaît quelque six mille espèces réparties en dix-huit sous-familles. Leur taille varie de 2 à 30 mm; la tettigelline *Poecilocarda nigrinervis* présente le type morphologique de base qui prédomine. Partant de lui, on observe une multitude de variations, souvent surprenantes, intéressant le corps entier ou l'une de ses parties, particulièrement la tête (chez *Petalocephala* et *Listrophora*) et le thorax (chez *Procomia* et *Ledra*). Les couleurs les plus courantes sont le brun et le vert, cependant, les espèces bariolées abondent. Celles-ci s'intègrent au milieu grâce à leurs livrées disruptives ou homomorphes comme c'est le cas par exemple pour les *Paradorydium,* fusiformes et monochromes, qui sont inféodés aux Graminées des savanes africaines. Les cicadelles se rencontrent partout. Beaucoup sont polyphages, d'autres monophages comme *Ulopa reticulata* qui vit sur les bruyères. Elles aspirent les sucs foliaires, le xylème ou le phloème avec des préférences plus ou moins marquées suivant les espèces et la phase du développement (Carle et Moutous).

Les jeunes cicadelles sautent comme les adultes; les mâles stridulent, mais le système auditif cicadéen manque et ces Insectes semblent percevoir les sons grâce aux récepteurs particuliers placés dans le pédicelle de leurs antennes (Howse et Claridge). Univoltines ou plurivoltines, la plupart des espèces passent la mauvaise saison à l'état imaginal; mais certaines pondent des œufs qui hivernent. C'est notamment le cas de *Scaphoideus littoralis* qui, originaire des U.S.A. où on ne le connaît que comme entité taxinomique, est devenu en France le principal agent de la flavescence dorée, une grave virose de la vigne (Baggiolini). Cas inverse, *Macropsis fuscula* est en Europe vecteur du virus qui provoque le rabougrissement des framboisiers, on le trouve aussi au Canada mais là il ne transmet aucune maladie. Le nombre d'œufs pondus varie considérablement d'une espèce à une autre : il est de seize pour *Graminella nigrifrons* porteur d'une virose à maïs, de deux cent cinquante pour *Empoasca fabae,* nuisible aux Solanées, le record étant détenu par *Homalodisca insolita* aux U.S.A., qui transporte un virus du pêcher : onze cent soixante-dix œufs sont pondus en quatre-vingt-sept jours (Pollard). La reproduction est presque toujours bisexuée, seule une cicadelle néarctique, *Agallia quadrinotata,* présente un cas de parthénogenèse thélytoque.

Une espèce est connue pour être termitophile *(Ulopella termiticola)* et quelques autres, voisines des *Agallia,* vivent en commensales avec des fourmis. Ce fait, peu fréquent chez les cicadelles, est une règle pour les familles suivantes.

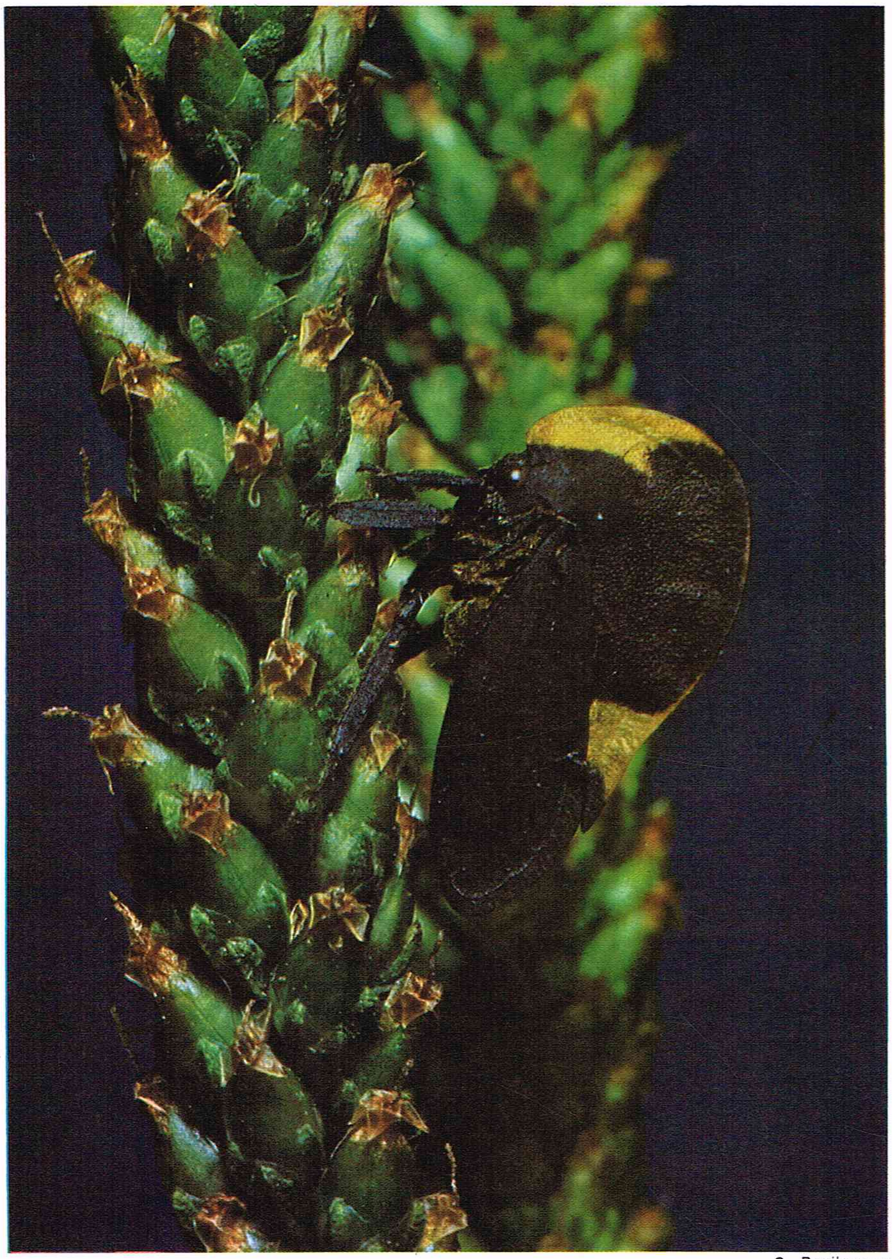
Les **Eurymelidae** réunissent une centaine d'espèces australiennes et néo-guinéennes. Une taille moyenne (3-14 mm) et la présence des deux ocelles sur la partie antéro-ventrale de la tête sont leurs principaux traits morphologiques distinctifs. La plupart vivent en groupes, constitués d'imagos et de jeunes (ceux-ci ne sautant pas) accompagnés de fourmis; ces groupes se rencontrent principalement sur les branches d'eucalyptus, à l'exception des remarquables *Pogonoscopini* qui se tiennent à l'intérieur des fourmilières situées aux pieds de ces grands arbres, et se nourrissent sur les racines (Evans). Les *Pogonoscopini* sont probablement les seuls Auchénorhynches myrmécophiles au sens strict du terme.

Les **Membracidae** ou Membracides regroupent les Homoptères les plus étranges qui soient; leur originalité provient de la tête dont le vertex est vertical et la face quasi horizontale, et du prothorax dont le notum, très développé, coiffe la tête et une partie plus ou moins grande



M. Boulard

◀ *La famille des Hylicidés comprend des cicadelles de genre* **Wolfella** *dont l'une des caractéristiques est de porter un processus céphalique plus ou moins recourbé vers l'arrière.* **Wolfella ensifera** *est un des rares Insectes vivant sur les fougères; on le rencontre en Afrique équatoriale.*



C. Bevilacqua

▲ ***Chez les Membracides, le notum recouvre la tête et une partie du corps, à la manière d'un casque; ici* Membracis tectigera *d'Amérique du Sud.***

du corps, à la manière d'un casque qui serait disproportionné et porterait des ornements bizarres, voire grotesques. De taille plutôt petite, les Membracides vivent essentiellement dans les pays chauds; aussi la France ne compte-t-elle que trois espèces indigènes. Ils connaissent un très grand épanouissement en Amérique où l'on ne recense pas moins de la moitié des deux mille sept cents espèces connues. Par contre, on ne les trouve ni à Madagascar ni en Nouvelle-Zélande, terres isolées depuis le Tertiaire, ce qui semble montrer que les Membracides se seraient différenciés vers la fin de cette période. Ici, il faut faire remarquer que la Grande Ile a toutefois permis une évolution comparable, quoique différée, à partir d'une branche de cicadelles primitives, les *Ulopinae,* et plus précisément du seul genre *Coloborrhis.* Ce genre, d'origine gondwanienne, comprend maintes espèces malgaches arborant un habitus membracidomorphe.

La forme du pronotum varie parfois suivant le sexe de l'individu : au contraire des femelles, les mâles de *Tyranotus* par exemple, ou de certains *Platybelus,* sont acères; chez les *Umbonia* et les *Heteronotus,* la différence est telle que mâles et femelles ont pu être décrits sous des taxa distincts. Néanmoins, la plupart présentent des attributs identiques ou fort voisins. On a beaucoup écrit sur ce développement insolite du pronotum, interprété tantôt comme un camouflage sélectionné, tantôt comme un caprice de la nature. Des recherches récentes ont montré l'inutilité bionomique des expansions pronotales et leur caractère d'orthogenèse hyperthélique; l'étude des représentants des genres *Hamma,* afro-tropical, et *Membracis,* néo-tropical, a même permis la vérification sur les espèces actuellement vivantes de la loi des hyperthélies établie par la paléontologie (Boulard, Strumpel).

Cependant les Membracides s'accommodent fort bien de leur encombrant pronotum et plusieurs d'entre eux possèdent suffisamment de vitalité pour faire obstacle à certaines cultures, comme c'est le cas pour *Stictocephala,* ou pour envahir des continents, témoin *Ceresa bubalus,* le buffalo-treehopper américain trouvé pour la première fois en France vers 1918 et qui envahit progressivement toute l'Europe, causant quelques dommages dans les vergers. Fort voisins des cicadelles sur le plan biologique, les Membracides montrent une tendance arboricole plus accusée. L'oligophagie semble de mise chez les adultes tandis qu'une monophagie assez stricte est imposée aux larves, sédentaires et incapables de sauter.

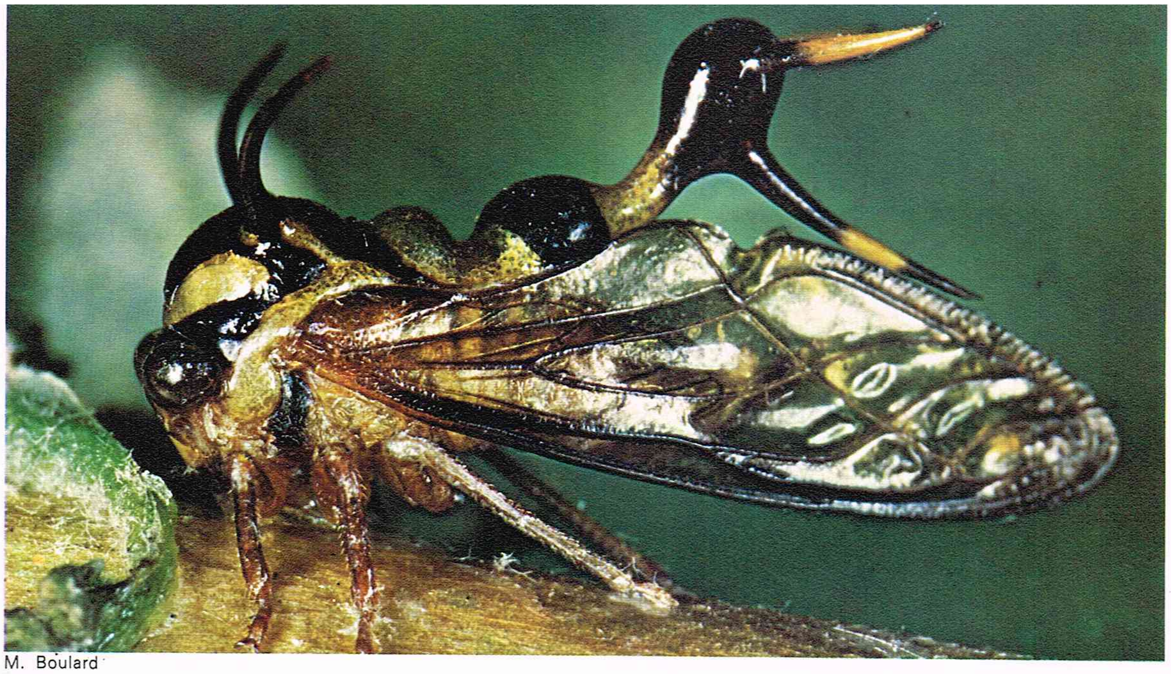
Les larves revêtent un aspect très différent de celui des adultes : leur thorax ne présente pas les processus imaginaux mais garde une forme plus ou moins conique, standard à travers toute la famille. Les larves sont souvent douées d'homochromie nutricielle et possèdent des attributs phanériques (replis, bosses tégumentaires, poils...) implantés sur l'ensemble du corps. Elles se tiennent immobiles, plaquées contre le rameau, la continuité entre l'Insecte et son support étant assurée par des expansions latéro-tergales lamellaires de l'abdomen et par les pattes aux tibias foliacés ramenés près du corps. Les larves passeraient inaperçues si des fourmis, friandes du miellat qu'elles émettent, ne les entouraient de va-et-vient qui trahissent leur présence. Le plus souvent, la mue imaginale s'effectue à la face inférieure des feuilles.

Certaines espèces, d'*Oxyrhachis* entre autres, ont un comportement nuptial assez curieux : le mâle s'agrippe sur le côté d'une femelle et la secoue vigoureusement, ce qui a pour effet d'amener celle-ci à se soulever et de permettre la copulation. Souvent, deux mâles entreprennent ainsi, chacun d'un côté, une même femelle. Les œufs sont introduits isolément chez *Eumonocentrus* et *Stictocephala* ou en groupe, dans des logettes ovigères qui peuvent être profondes et allongées chez *Paraxiphopoeus,* ou hémisphériques chez *Ceresa,* ou bien superficielles et recouvertes d'une fine pellicule laquée (incisions en V imbriqués des *Oxyrhachis*) ou encore d'une écume de cire blanche comme chez les *Tropidocyta* et les *Bolbonota* de Guyane. *Umbonia crassicornis,* un Membracide néo-tropical très prolifique et grégaire, est récolté au moment de la métamorphose par les Indiens de l'Amazone qui le grillent, puis le consomment.

Super-famille des Fulguroidea

Les Fulgoroidea se distinguent des Homoptères précédents par la présence de tégulas (petites écailles surplombant l'insertion des ailes), les homélytres très nervulés, les coxa intermédiaires, enchâssées très loin l'une de l'autre et aussi allongées que les antérieures et les postérieures, la tête à front caréné, le bord supérieur du clypéus n'atteignant jamais le niveau inférieur des yeux, les antennes toujours insérées sous ces derniers et munies d'un pédicelle épais particulièrement pourvu en organites sensoriels, enfin la présence de deux ou parfois trois ocelles *(Cixiidae).*

De répartition mondiale mais surtout intertropicale, les Fulgoroïdes comptent plus de sept mille espèces distribuées en seize familles. Ils présentent une infinité de formes souvent brillamment colorées, fréquemment analoschémiques et leur taille s'échelonne depuis les 2 mm des *Araeopus* d'Europe, jusqu'aux 108 mm de *Fulgora lanternaria,* du Brésil. Grâce à des glandes situées principalement vers l'apex de l'abdomen, de nombreuses espèces produisent en grande quantité une cire laineuse dont le rôle dans la protection des œufs et des larves se double, chez certains adultes, de la formation de processus caudaux propres à doubler ou tripler la longueur de l'Insecte (*Phenax* et *Pterodictya* néo-tropicaux). Les espèces vivant sur les troncs et les branches sont prodigieusement homomorphes aux écorces, comme c'est le cas pour les *Ricnophloea* et les *Druentia,* et parfois mimétiques comme les *Zanna* africains; chez ces derniers un processus frontal simule de façon déconcertante une



M. Boulard



M. Boulard

▲ *A gauche,* **Heteronotus armatus,** *espèce de la Guyane, au prothorax particulièrement développé. A droite, une femelle brachyptère de* **Stiroma pteridis,** *un Delphacide.*

ramille brisée. Mais chez les fulgores sud-américains et asiatiques, ce prolongement prend des proportions grotesques; les *Fulgora,* les *Phrictus,* et les *Hotinotus* sont à cet égard fort spectaculaires. Contrairement à la légende, ces attributs hyperthéliques ne sont pas lumineux chez les Insectes vivants. D'autres Fulgoroïdes très aplatis dorso-ventralement revêtent un aspect lichénomorphe assez fantastique; tels sont les flatides des genres *Uysanus* d'Afrique et *Lichena* de Madagascar.

Les larves de ces derniers, également aplaties, recouvertes de cire cotonneuse, vivent, selon les espèces, isolées ou en colonies, constituant des files blanchâtres irrégulières, difficilement repérables sur les troncs recouverts de lichens. D'autres larves grégaires, appartenant aux genres *Flatina* et *Ityraea,* sucent les tiges ou les branchettes qui apparaissent alors entourées d'épais manchons de peluche blanche où l'on ne distingue plus les Insectes. Les adultes ne sont pas moins étonnants, leur corps rose ou vert comprimé latéralement est pétaliforme et ils ont l'habitude de vivre en grappe, bien ordonnés, tous la tête en haut, simulant ainsi quelque inflorescence.

Certains **Eurybrachidae** d'Asie possèdent une structure du corps et des ailes telle qu'ils ressemblent à des charançons; la copie est d'autant plus étrange que c'est l'arrière de l'Homoptère qui mime l'avant du Coléoptère.

Beaucoup d'**Issidae** comme par exemple *Issus coleoptratus* de notre faune et *Heinsenia fatua* d'Afrique présentent aussi un aspect de Coléoptère, grâce à leurs hémélytres élargis, bombés et sclérifiés.

Les **Dictyopharidae** présentent une tête en cône plus ou moins accentué *(Dictyophara),* rarement en forme de licorne *(Raphiophora),* des ailes transparentes sur leur plus grande surface au moins, et ne développent qu'une homochromie relative.

La famille des **Delphacidae** réunit de nombreuses espèces, petites ou très petites, souvent affectées (comme les Issidae d'ailleurs) de brachyptérisme en relation ou non avec le sexe; l'énigmatique « cuillère » garnie de lamelles, appendue à l'apex interne des tibias postérieurs, les caractérise.

C'est dans cette famille que se rencontrent les Fulgoroïdes nuisibles, *Perkinsiella* et *Peregrinus,* qui endommagent gravement les cultures sucrières et vivrières sous les tropiques, notamment aux îles Hawaï. Le développement de *Perkinsiella,* vecteur de la virose des Fidji, est maintenant contrôlé depuis l'introduction de punaises Mirides et d'Hyménoptères Mymarides qui sont leurs prédateurs et parasites.

Les femelles de ces Delphacidae déposent leurs œufs en groupe, à l'intérieur de logettes creusées dans la nervure principale des feuilles.

Les **Ricaniidae,** parfois appelés Insectes-delta en raison du port horizontal de leurs ailes triangulaires, font de même, mais chaque œuf est isolé et enfoncé, jusqu'au mucron. Les **Flatidae** *Uysanus* pratiquent des incisions en V imbriquées couvertes de cire floconneuse, tandis que d'autres comme *Flatina* et *Phrommia* et les **Fulgoridae** *Pyrops* collent leurs œufs en rangs serrés sur les branches, en ne les recouvrant que d'une mince couche laquée. Chez ces derniers, la copulation est précédée par une danse du mâle qui exécute des balancements latéraux du corps, ses pattes postérieures restant tendues et vibrantes (Kershaw et Kirkaly). Beaucoup de Fulgoroïdes, notamment les Eurybrachidae, expulsent leurs excréments sous forme de fèces solides, d'autres, comme certains **Tettigometridae,** émettent un miellat qui peut être exploité par les fourmis; c'est le cas de *Tettigometra fusca* et *T. atra,* petites espèces à aspect de Jassidoïdes vivant sur les racines incluses dans les fourmilières. Enfin, un fulgore est réputé comestible : le gros *Zanna* de Madagascar constitue un mets particulièrement apprécié au nord de la Grande Ile et aux Comores.

Les *Sternorhyncha* ou Phytophtires se distinguent des Auchénorhynches, par leurs antennes comprenant de trois à onze articles non sétiformes, par leur rostre le plus souvent inséré entre les pattes antérieures ou après ces dernières et par l'absence de nervures transverses sur les ailes. Ils renferment quatre super-familles : les Psylloidea, les Aleyroidea, les Aphidoidea et les Coccoidea. Tous se nourrissent surtout de sève libérienne.

Super-famille des Psylloidea

Les Psylloidea, ou psylles, ressemblent à des cigales minuscules (1 à 7 mm) et sont aptes au saut. Leur tête large porte deux gros yeux latéraux, trois ocelles, des antennes sétiformes à dix articles et, le plus souvent,

▼ *Les larves de Membracides ne ressemblent guère aux imagos, comme le montrent ces* **Oxyrhachis latipes,** *originaires du Kenya et inféodés aux Légumineuses; la larve est noirâtre et spiniforme et l'imago gris-brun porte trois cornes (à gauche). Une curieuse corne en forme de ramille brisée prolonge la tête de* **Zanna intriquata,** *grand Fulgoride d'Afrique centrale.*



M. Boulard



M. Boulard



M. Boulard

deux protubérances coniques antérieures. Leurs tarses sont bisegmentés. On les sépare en trois familles, les *Triozidae*, les *Psyllidae* et les *Liviidae* totalisant environ mille cinq cents espèces à répartition mondiale; ils s'attaquent à tous les Végétaux hormis les Cryptogames. En général, ils mènent une vie libre mais beaucoup d'entre eux se logent dans les déformations des feuilles qu'ils provoquent par leurs piqûres (*Trioza alacris* sur le laurier-rose, et *T. viridula* sur la carotte) ou même dans des galles (*Livia juncorum* sur les joncs et *Phytolyma lata* sur l'iroko). Beaucoup d'espèces hivernent à l'état adulte comme le psylle du poirier, *Psylla pyricola*, ou encore à l'état d'œufs, comme *P. mali* nuisible aux pommiers, et quelques-unes au cours du premier stade larvaire *(Rhinocola aceris)*.

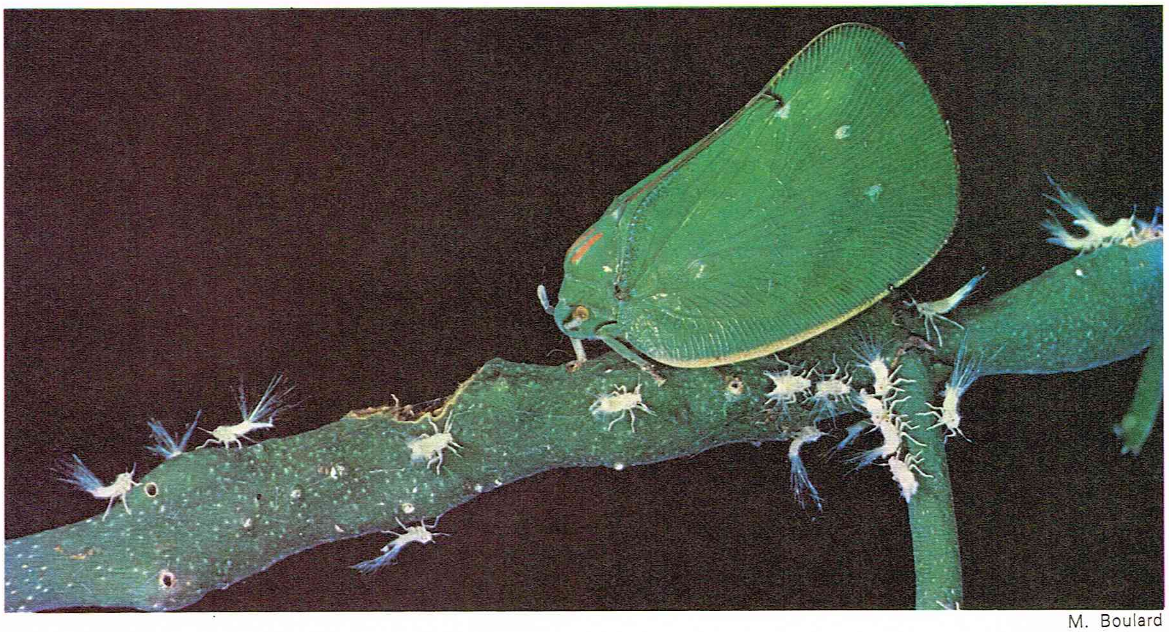
L'accouplement prend toujours la figure d'angle aigu et les femelles vont ensuite soit introduire entièrement leurs œufs dans les rameaux tendres (*Mesohomotoma tessmanni* africain) ou, plus communément, les fixer à même la plante par un pédoncule; ils seront alors isolés comme ceux des femelles printanières, ou en longues files comme ceux des femelles estivales de *P. pyricola*, ou bien en paquet et c'est le cas de *P. mali*. Les adultes sautent, volent et changent d'hôtes, mais les larves sont sédentaires et souvent grégaires. Elles ont une forme très aplatie, élargie par de vastes ptérothèques, et se recouvrent de cire laineuse blanche chez *Psyllopsis* et *Mesohomotoma* ou d'une sécrétion poisseuse chez *Psylla peregrina*. Quelques espèces, dont *Psylla mali*, sécrètent un sac de cire périanal englobant le miellat excrété qui ainsi ne souille pas la feuille enroulée où se tiennent les Insectes; mais un Psylle des Bauhinia, d'Afrique tropicale, stocke son miellat sous une petite cloche cireuse, dans laquelle il se trouve également, et dont on fait consommation.

Super-famille des Aleyroidea

Les Aleyroidea, encore appelés aleurodes ou mouches blanches, comprennent une seule famille d'environ trois cents petits Phytophtires (1-3 mm) qui vivent de préférence dans les sous-bois équatoriaux. Le corps des adultes est élancé, muni de deux paires d'ailes, bien développées, arrondies à l'extrémité; leur nervation est réduite, et elles forment comme un toit très surbaissé. La tête est pourvue de deux gros yeux à aspect de mûre, souvent séparés en deux masses; les antennes ont sept articles, dont les deux premiers sont fortement enflés, et les autres, effilés, portent des organites sensoriels particuliers ou *sensoria*.

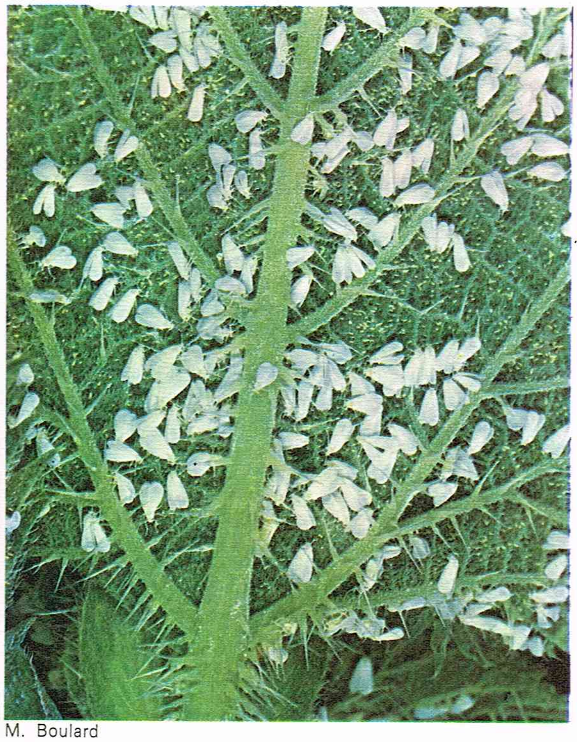
Les pattes sont fines, les postérieures étant saltatoires; à la différence des autres Homoptères, les aleurodes marchent sur l'apex des pattes formé par deux griffes et une pièce médiane, le *paronychium*, plus ou moins développé et de façon différente suivant les espèces. Des plaques ciripares antéro-ventrales sécrètent une cire qui est ensuite raclée avec les tibias postérieurs munis

▲ Imagos et larves de* Mesohomotoma tessmanni*, le psylle du colatier; les larves sont recouvertes de cire laineuse; les gouttelettes sont du miellat.



M. Boulard

▶ Une femelle de* Flatina rubrocincta *entourée de ses larves nouveau-nées (Auchenorhyncha Fulgoroidea).



M. Boulard



M. Boulard

▲ *A gauche, une colonie d'aleurodes ou « mouches blanches » vivant à la face inférieure d'une feuille d'Urticacée du genre* Urera ; *ces aleurodes se rencontrent dans les sous-bois montagnards du Kenya. A droite, des femelles d'aleurodes et leurs pontes caractéristiques en couronne.*

de soies puis répandue sur l'ensemble du corps où elle forme une pruinescence blanche.

La reproduction est généralement bisexuée, mais les parthénogenèses mâles et femelles sont possibles. La ponte s'effectue en couronne, suivant un mode très particulier aux aleurodes : la femelle, installée sur la plante nutricière, maintient ses stylets buccaux enfoncés dans la plante et dépose ses œufs un à un, tournant son abdomen au fur et à mesure tandis que le rostre fait office d'axe de rotation. Les œufs sont fixés, dressés ou allongés, à l'aide d'un court pédoncule inséré dans les tissus végétaux.

Le développement post-embryonnaire est intéressant car il fournit un exemple rare d'*allométabolie :* la larve nouveau-née est normalement constituée et mobile; puis, après qu'elle s'est fixée par ses pièces buccales, elle s'aplatit, rétracte ses pattes sous son corps pendant qu'elle édifie, grâce à des glandes cirières périphériques, une sorte de rempart qui la scelle au support. Elle subit trois mues en conservant le même aspect d'ensemble, mais les pattes et les antennes sont réduites à des moignons et l'Insecte devient aveugle. Vers le milieu du dernier stade, l'alimentation cesse, et la larve entre en métamorphose alors que les sécrétions cireuses s'épaississent et forment des prolongements ornementaux variés et spécifiques et que, sous la peau larvaire transformée en puparium, apparaît la morphologie imaginale. L'adulte ailé sort par une fente en T, caractéristique, qui persistera sur le puparium abandonné.

Un certain nombre d'aleurodes sont nocifs : *Dialeurodes citri* est nuisible aux agrumes, *Aleurodicus coccois* aux cocotiers et quelques-uns, comme les *Bemisia,* sont vecteurs de viroses des cotonniers et du manioc.

Super-famille des Aphidoidea

Les Aphidoidea ou Aphidoïdes, encore appelés pucerons, sont de petits Homoptères de 0,5 mm à 8 mm de longueur, élancés ou plus ou moins globuleux, à monochromie dominante parfois masquée par une pruine blanchâtre. Ils sont typiquement stégoptères et leurs quatre ailes transparentes, peu nervurées, ont un bord costal ou subcostal épais. Le polymorphisme est l'un de leurs traits essentiels : une même espèce connaît plusieurs formes comprenant des individus ailés ou aptères, sexués ou parthénogénésiques, ovipares ou vivipares, suivant un cycle biologique complexe qui peut s'effectuer sur une ou deux plantes *(monoécie* et *dioécie)*. Un autre trait remarquable tient à l'extrême prolificité des femelles vivipares qui peuvent mettre bas jusqu'à douze petits par jour; le processus de reproduction est si rapide que les embryons encore engagés dans les oviductes maternels préparent déjà une autre génération d'embryons. Selon Bonnemaison, l'apparition des ailés est liée aux conditions de surpopulation et celle des sexués à la diminution relative des photopériodes. Les Aphidoïdes groupent plus de six mille espèces connues, qu'on évalue au tiers des espèces réellement existantes, disséminées partout dans le monde. On les répartit en deux sections comprenant respectivement deux et quatre familles : la section des *Oviparia* avec les Phylloxeridae et les Chermesidae dont toutes les générations sont ovipares et celle des *Viviparia* (Eriosomatidae, Thexalidae, Lachnidae et Aphididae) dont seule la génération sexuée est ovipare. Beaucoup présentent une grande importance du point de vue économique, en raison précisément de leur fécondité prodigieuse et de leur dissémination anémophile. La plupart sont des trophobiontes, visités occasionnellement par les abeilles et fréquentés assidûment par les fourmis.

Les **Aphididae**, fort nombreux, sont bien représentés dans les zones tempérées. Leur tête, largement soudée au thorax, produit en avant deux tubercules où s'insèrent les antennes. Celles-ci, composées de six articles grêles, particulièrement le dernier, portent des *sensoria* dont le type varie d'une forme de l'espèce à une autre, et dont l'importance est décisive dans l'orientation du vol. Le rostre est quadrisegmenté; les trois ocelles sont situés aux places habituelles mais manquent chez les formes aptères. Les yeux ont l'aspect de mûres et derrière chacun d'eux se trouve une formation ommatidienne vestigiale faite de trois unités. Les ailes antérieures sont munies d'une bande sous-costale qui est sclérifiée et dilatée en un stigma à leur extrémité. Le tarse a deux segments. L'abdomen est caractérisé par la paire de cornicules tubulaires insérées dorso-latéralement sur le sixième urite et par la cauda qui en forme l'apex.

Les pucerons pullulent du printemps à l'automne. Leur régime est varié : certains sont monophages (*Aphis forbesi* du fraisier), les autres oligophages et polyphages, soit de façon occasionnelle (*Toxoptera gramineum* des Graminées et des plantes basses diverses; *T. aurantii* sur Sterculiacées, *Citrus,* poivrier...), soit obligatoirement (pucerons dioéciques comme *Myzus cerasi* qui va du cerisier aux herbes) avec parfois passage concomitant du branchage aux racines (*Aphis piri,* qui passe des rameaux du pommier aux racines de *Rumex*). Mais tous les Aphides se caractérisent par l'alternance d'une longue phase de multiplication agame vivipare, et d'une courte période de reproduction sexuée et ovipare, interrompue par une diapause hivernale à l'état d'œuf. On donne le



M. Boulard



M. Boulard

▲ *A gauche, une colonie de* **Macrosiphum rosae**, *un puceron très commun sur les rosiers; on peut observer de nombreuses larves, des adultes aptères et ailés. A droite, une virgine ailée de* **Macrosiphum rosae** *qui achève de mettre bas; la plupart du temps, les pucerons de la famille des Aphididae se reproduisent parthénogénésiquement et par viviparité.*

nom de *fondatrice* au puceron toujours femelle qui naît de l'œuf, de *virgines* aux femelles parthénogénésiques vivant sur l'hôte primaire, de *migrantes* aux ailées changeant d'hôte, d'*exilées* aux femelles agames se reproduisant sur l'hôte secondaire, de *sexupares* aux femelles agames engendrant des *sexués,* lesquels conçoivent les œufs d'hiver qui seront déposés sur la première plante hôte. Ces œufs n'éclosent qu'au printemps suivant. Toutefois, lorsque la température le permet, la forme parthénogyne peut aussi hiverner, comme c'est le cas pour le puceron du rosier, *Macrosiphum rosae,* ou bien l'œuf d'hiver peut éclore très précocement, fin janvier par exemple, pour *Myzus persicae* sur le littoral méditerranéen; le cas de cet Aphide, fort nuisible au pêcher, montra une fois de plus et tout récemment comme il est dangereux de procéder à des épandages d'insecticides sans une étude préalable approfondie des données bio-écologiques (Remaudière et ses collaborateurs).

Les **Lachnidae** diffèrent des précédents par le rostre constitué de cinq articles. Cette famille compte les plus grands pucerons, les *Lachnus* qui mesurent jusqu'à 8 à 9 mm de longueur. Mono- ou dioéciques, ils vivent souvent sur les Conifères.



A. Margiocco

▶ *Certains Aphidoïdes provoquent la formation de galles sur les Végétaux; cette galle est due à* **Byrsocrypta gallarum.**

Chez les **Thelaxidae**, la fondatrice est gallicole sur hôte ligneux et donne des migrantes qui s'installent au collet des Graminées comme c'est le cas pour les *Anoecia* ou sur une seconde plante ligneuse comme pour *Hamamelites spinosus* qui, néarctique et dépourvue de cornicules, effectue son cycle en deux ans avec deux phases hivernantes distinctes et alternées : l'une à l'état d'œuf sur *Hamamelis virginica* et qui donnera la fondatrice, l'autre à l'état de larve aleyrodiforme sur le bouleau.

Les **Eriosomatidae** sont des pucerons ciripares à antennes courtes, dépourvus souvent de cornicules, et toujours de cauda et même chez les sexués de rostre. Le plus connu est le puceron lanigère, très nuisible aux pommiers; américain d'origine, il se trouve depuis près de 200 ans en Europe où il est remarquable par l'altération de son cycle. Aux U.S.A., *Eriosoma lanigerum* provoque des galles (galligène) sur l'orme puis migre sur le pommier; il donne soit des larves hivernantes qui engendreront des virgines, soit des ailés sexués allant pondre sur l'orme où chaque femelle émettra un œuf puis mourra. En France, il ne se perpétue que par parthénogenèse sur les pommiers. Pour le combattre, Marchal a fait importer d'Amérique son ennemi naturel, l'Hyménoptère *Aphelinus mali*.

Les **Phylloxeridae** n'ont que de courtes antennes à trois articles et sont dépourvus de cornicules, de cauda et d'anus fonctionnel. Les aptères sont piriformes; les ailés aux ailes portées à plat en ciseaux sur le corps sont dépourvus de rostre. Tous sont minuscules et vivent sur les feuillus. Le *Phylloxera* de la vigne américaine effectue un cycle très complexe passant par des formes galligènes sur feuilles, puis par d'autres sur racines, conduisant soit à des virgines hivernantes radicicoles, soit à des sexués engendrant des œufs d'hiver. Apparu en France vers 1861, *Phylloxera vitifolii* a dévasté tout le vignoble méditerranéen et ne fut vaincu dans de bonnes conditions, 30 ans plus tard, qu'en recourant à une méthode biologique : le greffage de plants de vigne européenne sur des ceps américains dont les racines sont naturellement résistantes au parasite.

La famille des **Chermesidae** ou chermès réunit des pucerons strictement inféodés aux Conifères. Ils sont stégoptères, leurs antennes ont cinq articles et leur appareil alimentaire est normalement constitué, même chez les sexués. Dioéciques, les chermès présentent deux particularités bionomiques : d'une part, les fondatrices, quelle que soit l'espèce, sont obligatoirement galligènes sur épicéa, l'hôte secondaire restant un Conifère d'une autre essence, et d'autre part, la phase hivernante est propre à la larve nouveau-née issue de l'œuf fécondé qui éclôt toujours avant la mauvaise saison.

Super-famille des Coccoidea

Les *Coccoidea* (Coccoïdes) ou cochenilles comprennent environ neuf mille espèces connues, ce qui, d'après Balachowsky, équivaut sans doute au quart de la faune réellement existante. Les cochenilles, surtout abondantes dans la zone intertropicale, se rencontrent jusqu'aux cercles polaires et jusqu'à l'extrême limite des végétations montagnardes. La taille est généralement comprise entre 0,5 et 10 mm avec quelques formes géantes comme par exemple *Aspidoproctus maximus* qui atteint 35 mm. Ces Insectes n'ont qu'un seul article aux tarses, que prolonge une griffe. Mais les caractères les plus frappants que présentent ces Rhynchotes sont une vie strictement sédentaire, un dimorphisme sexuel accusé, une grande fécondité et la fonction protectrice de leurs formations tégumentaires.

Vivant à demeure sur leurs plantes-hôtes, les cochenilles femelles montrent d'importantes régressions morphologiques affectant surtout les organes des fonctions de relation, alors que les mâles, à vie imaginale très brève mais active, ont gardé un habitus d'Homoptère. Celui-ci, conformé selon trois types fondamentaux, est utilisé dans la classification supérieure de la super-famille (Balachowsky). Le corps des mâles est élancé, la tête, le thorax et l'abdomen sont bien distincts, les antennes et les pattes sont normalement constituées, et les ailes antérieures se disposent en toit; mais les ailes postérieures apparaissent vestigiales et l'appareil buccal, atrophié ou oblitéré, ne permet aucune alimentation.

Dans la famille des **Margarodidae (Margarodides)** qui comprend les sous-familles des *Ortheziinae, Margarodinae* et *Monophlebinae,* les mâles possèdent des yeux composés et des stigmates abdominaux, ce qui les oppose aux mâles des **Coccidae (Coccides)** comme à ceux des **Diaspididae (Diaspides)** pourvus seulement de stigmates thoraciques et d'yeux ocelliformes en nombre, tailles et situations variables. L'existence d'un cou dégageant la tête distingue les Coccides *(Apiomorphinae, Asterolecaniinae, Dactylopinae, Kermesinae, Lacciferinae, Lecaniinae, Pseudococcinae, Stictococcinae)* des Diaspides *(Diaspidinae, Conchaspinae* et *Phoenicococcinae)* chez lesquelles la tête est fusionnée au thorax.

Dans tous ces groupes, les femelles se présentent invariablement aptères et sacciformes, les trois tagmes du corps restant quasi indistincts, les antennes et les pattes réduites ou nulles.

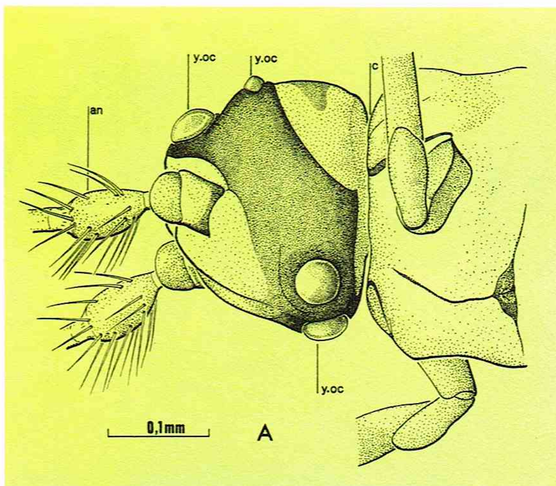
En revanche les pièces buccales sont très développées avec des stylets souples et si longs qu'ils s'enroulent au repos dans une poche ventrale spéciale ou *crumena*.

L'abdomen possède typiquement huit segments visibles mais les quatre derniers peuvent être réunis pour former le pygidium des Diaspides; l'anus s'ouvre sur le dernier urite ou bien sur les deux premiers (chez les Stictococcinae).

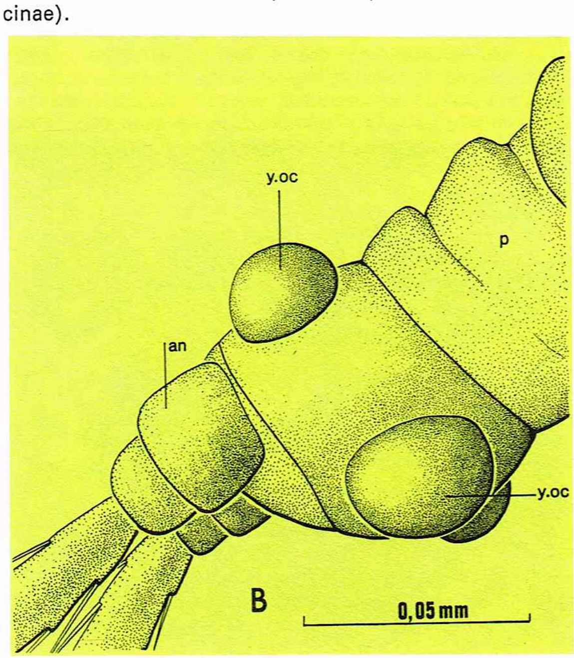


M. Boulard

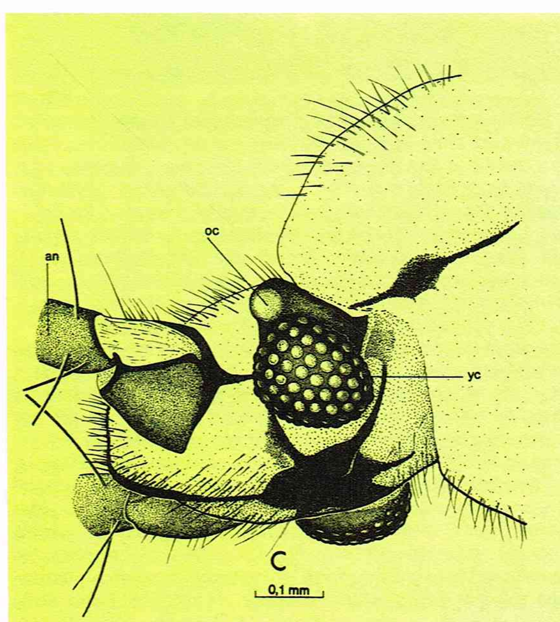
▲ **Icerya seychellarum (*ou* I. sulfurea),** ***exemple de cochenille à manteau de cire laineuse; femelle et larves installées sur la face inférieure de la nervure principale d'une feuille de colatier (Afrique équatoriale).***



G. Hodebert

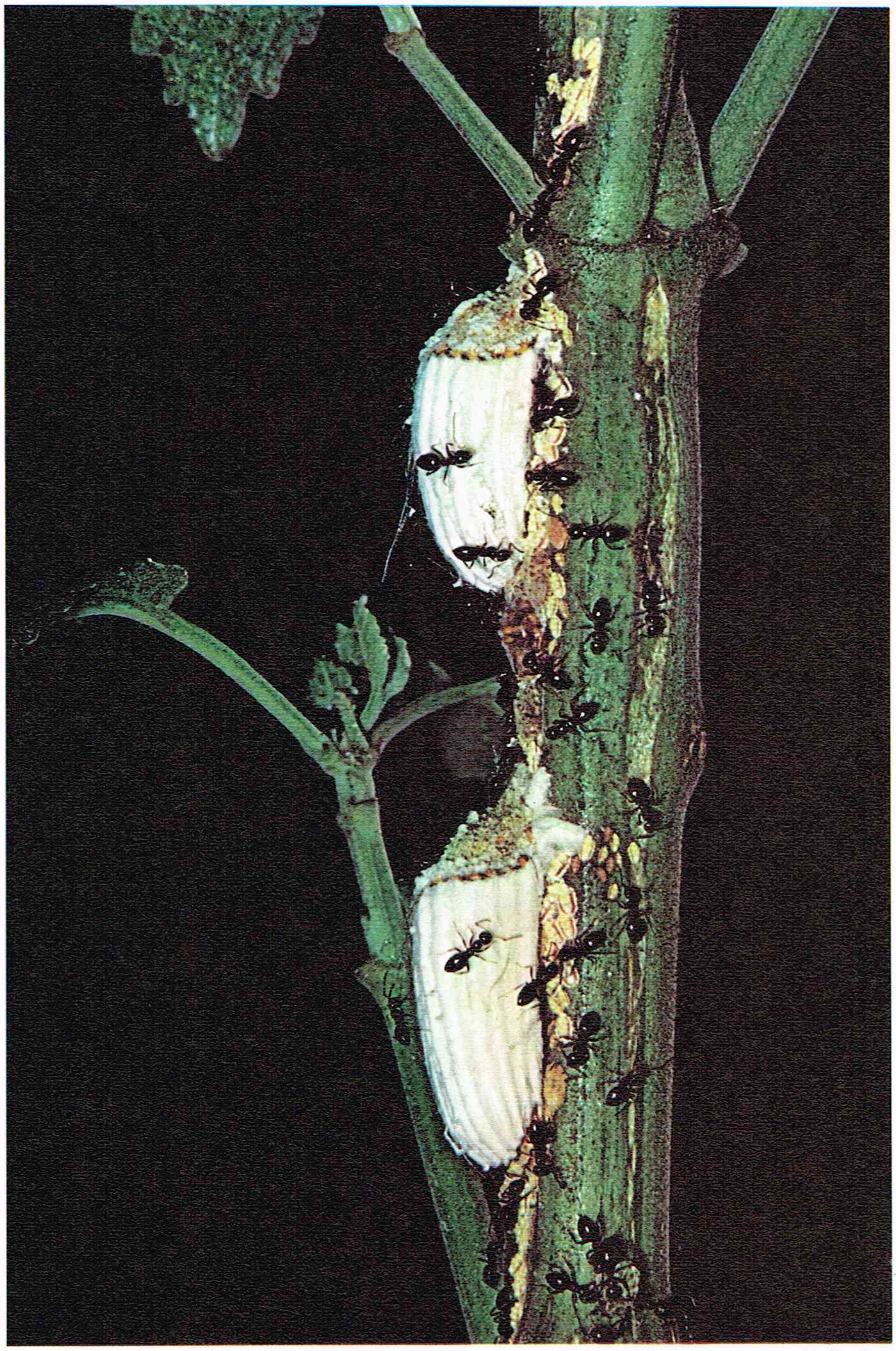


G. Hodebert



G. Hodebert

◀ ***Schémas de la morphologie de l'avant du corps des cochenilles mâles en vue de profil légèrement ventrale : A (en haut),*** **chez les Coccidae;** ***B (à gauche),*** **chez les Diaspididae;** ***C (à droite),*** **chez les Margarodidae;** ***an, antennes; c, cou; oc, ocelles; p, prothorax; y.c, yeux composés; y.oc, yeux ocelliformes (schémas originaux).***



M. Boulard

▲ **Icerya purchasi** *(Monophlébine), cochenille australienne devenue cosmopolite, nuisible aux agrumes. Deux femelles, avec leurs ovisacs caractéristiques faits de cire côtelée, entourées de larves nouveau-nées et de fourmis commensales.*

Généralement, le corps disparaît sous une formation protectrice faite surtout de cires ou de laques sécrétées par des glandes tégumentaires (manteau farineux des Pseudococcinae, pelucheux de certaines Monophlebinae comme *Icerya seychellarum;* bouclier cireux très épais des Lecaninae *Ceroplates,* ou lamellaire, dur et soyeux des Diaspinae; bouclier laqué des Lacciferinae, etc.). Elle peut aussi provenir directement du tégument lui-même qui s'épaissit et se durcit (écaille des Lecaninae, test des Sticotcoccinae, involucre des Asterolecaniinae). Ces revêtements protecteurs prennent des formes variées caractéristiques des genres ou des espèces; ils sont opaques et colorés, sauf de rares exceptions comme le bouclier transparent d'*Aspidiotus destructor* qui vit sur les cocotiers; ils présentent parfois un aspect de lichen, chez les *Aspidoproctus* d'Afrique centrale par exemple.

Pour un certain nombre de cochenilles, le tissu végétal se boursoufle autour des Insectes qui se trouvent alors incrustés (*Russellaspis pustulans* par exemple) mais d'autres induisent la formation de galles *(Xylococcus* et *Apiomorphinae).* Beaucoup de cochenilles sont accaparées par des fourmis qui, souvent, construisent des abris autour d'elles. Le plus souvent, cette claustration n'interfère pas sur la physiologie ou la morphologie des Coccoïdes. Cependant, B. Delage, au cours de ses recherches, vient de découvrir, en Côte-d'Ivoire, des fourmis corticicoles qui hébergent dans leurs galeries deux sortes de Diaspides dépourvues de bouclier et dont l'une est aussi démunie des glandes sécrétrices de cette formation. Enfin il existe de nombreuses espèces normalement nues, ou pruinescentes, et molles : c'est le cas, en particulier, pour celles qui vivent sur des racines (de nombreuses Pseudococcinae et Margarodidae), sous les gaines foliaires des Graminées (*Saccharicoccus,* nuisible à la canne à sucre) ou de quelques autres, tout à fait aériennes, ainsi les kermès dont toutes les espèces vivent sur les chênes.

Comme les kermès, un grand nombre de cochenilles sont oligophages, adaptées à une famille de Végétaux; celles nuisibles aux *Citrus* en fournissent de bons exemples. Mais d'autres ne se rencontrent que sur une plante comme *Cryptococcus fagi* sur le hêtre; à l'opposé se trouvent les espèces polyphages qui constituent le groupe le plus important. Pour ces dernières, on peut retenir *Coccus hesperidum, Dysmicoccus brevipes* et *Quadraspidiotus perniciosus,* le pou de San José, redoutables parasites des arbres fruitiers, *Planococcoides njalensis* et *Ferrisia virgata* qui transmettent une grave virose aux cacaoyers.

Les Coccoïdes se reproduisent surtout par voie normale, bisexuée, ou dans quelques cas, par parthénogenèse. Dès la mue imaginale, les mâles sont sexuellement mûrs et se dirigent vers les jeunes femelles qu'ils inséminent en quelques minutes. En général, ils ne copulent qu'une seule fois et meurent peu après; par contre les femelles peuvent recevoir successivement plusieurs mâles. Chez des formes galligènes, on observe le contraire : la femelle de *Xylococcus* fait plus ou moins saillir son abdomen hors de sa logette et attend ainsi la venue d'un mâle; après l'insémination elle rétracte son ventre tandis que le mâle se dirige vers une autre femelle, en vue d'un nouvel accouplement. Pour les Diaspinae au moins, ce comportement est nécessaire : selon Benassy, le fait de supprimer les mâles entraîne la stérilité des femelles et la malformation des boucliers. D'après Balachowsky, la fécondation des ovules a lieu dans l'ovariole, et selon Pesson, elle s'effectuerait par l'intermédiaire d'une cellule spéciale. Quand elle est possible, la reproduction agame peut être thélytoque constante (chez certains *Margarodes*) ou facultative (chez des races géographiques de *Coccus* et de *Lepidosaphes* par exemple), ou bien, beaucoup plus rarement, elle peut être arrhénotoque comme chez quelques *Icerya* dont les ovules pondus donnent naissance à des mâles. Ce genre de Monophlebinae comprend des espèces fort remarquables par leur hermaphrodisme et qui, en outre, sont autofécondes.

Icerya purchasi, plus connu sous le nom de cochenille australienne, est très nuisible aux agrumes partout où il a été introduit en même temps que des plants d'orangers de son pays d'origine, et n'a pu être combattu que par l'importation par Riley de son prédateur naturel, la coccinelle *Rodolia cardinalis.* Une réussite semblable a été obtenue contre la cochenille du mûrier, *Pseudaulacaspis pentagona,* qui, originaire d'Asie, est responsable en Europe de graves dommages à la sériciculture; l'introduction par Berlese de son parasite spécifique, l'Hyménoptère *Prospaltella berlesi,* a réduit à des proportions négligeables l'incidence économique de la cochenille.

Au moment de la ponte, certaines espèces, en particulier les *Icerya,* forment un manchon de cire côtelée autour de leurs œufs, constituant ainsi un ovisac; des Lecaninae du genre *Pulvinaria* agissent de même, mais leur ovisac est plat et beaucoup plus long, en forme de ruban. Parfois, cet ovisac est absorbé, au fur et à mesure qu'il est émis, par des chenilles carnassières de Lycènes (ex. *Spalgis lemolea,* Afrique) qui finissent d'ailleurs par atteindre la mère qu'elles mangent également (Boulard). D'autres Lecaninae, et certaines Margarodidae comme *Steatococcus* par exemple, gardent leurs œufs dans un repli tégumentaire ventral, sorte de marsupium qui peut occuper jusqu'à la quasi-totalité du corps; beaucoup de Pseudococcinae éparpillent les leurs, recouverts d'un peu de cire, tandis que la plupart des Diaspididae les agglomèrent sous leur bouclier; les Margarodidae hypogées les déposent en chapelet dans le sol.

En général, les cochenilles sont polyvoltines et leur fécondité est importante : trois cents à quinze cents œufs en moyenne avec, comme extrêmes, quinze œufs chez *Parlatoria* et six mille chez *Aspidoproctus*. Le plus souvent, la mère meurt après la ponte, et les œufs peuvent n'éclore que bien plus tard, plusieurs mois après chez les Diaspinae. En fait, lorsqu'ils sont pondus, ces œufs sont déjà embryonnés (ovoviviparité), mais ils subissent une diapause. L'oviparité existe cependant, principalement chez les Pseudococcinae, les Margarodinae et chez d'autres sous-familles qui peuvent renfermer aussi des espèces vivipares comme *Quadraspidiotus perniciosus* et *Laccifer lacca,* alors que la viviparité semble la règle chez les Stictococcinae.

Les larves nouveau-nées circulent activement sur l'hôte végétal d'où le vent peut les disperser ou les fourmis les transporter sur une plante voisine. Assez vite pourtant, elles enfoncent leurs stylets dans la plante et se fixent; cet arrêt est définitif, notamment chez les Diaspinae et les Lacciferinae; les Lecaninae et les Kermesinae ne s'immobilisent qu'en fin de second stade et d'autres comme les Pseudococcinae, les Orthezinae et beaucoup de Margarodidae restent mobiles toute leur vie. Cependant, chez ces dernières les espèces terricoles, comme *Margarodes* et *Porphyrophora,* fouisseuses au premier stade, grâce à leurs pattes antérieures spéciales, forment aux deux stades suivants des kystes dépourvus d'appendices, fixés aux racines par les stylets buccaux. Ces kystes, communément appelés « perles de terre » et susceptibles d'entrer en diapause prolongée, hivernale ou autre, donneront des *Margarodes* à nouveau actifs et munis de pattes fouilleuses.

L'une des caractéristiques bionomiques essentielles des Coccidea réside dans l'étonnante différence d'évolution postembryonnaire des deux sexes (on la qualifie de paramétabolique). Dans la grande majorité des cas, les mâles passent par quatre stades : deux à l'état larvaire, actifs et alimentaires, deux à l'état nymphal, immobiles et anorexiques, qui conduiront à des imagos ailés, tandis que les femelles (les *Margarodes* précédents exceptés) n'effectuent que les deux premiers stades avant d'être fécondables et adultes. Comme elles ne subissent aucune métamorphose, ces dernières restent larviformes et sont en réalité des organismes néoténiques. Cette divergence dans la lignée sexuelle se retrouve au niveau des revêtements protecteurs (bouclier femelle large et circulaire, bouclier mâle étroit et allongé de *Quadraspidiotus perniciosus*) et des cécidies qui, chez les Apiomorphinae mâles, sont minuscules et tubulaires, alors que celles des femelles sont grosses et globuleuses.

Les Apiomorphinae, propres à l'Australie, vivent principalement sur les eucalyptus et comptent parmi les rares Coccoïdes comestibles; les aborigènes les recherchent et les extraient de leur galle avant de les manger. Ils consomment également le « buum-buul », miellat très sucré produit par d'autres cochenilles, mais aussi par des psylles, et qui est à l'origine de la légende du dieu Byamée qui rappelle un peu l'histoire de la manne providentielle qui nourrit Moïse et les Hébreux lors de la traversée du Sinaï. On attribue cette manne, qui actuellement est encore collectée par les tribus nomades, à *Trabutina mannipara,* Pseudococcine grosse productrice de miellat aux dépens des *Tamarix nilotica* (Bodenheimer).

Quelques cochenilles ont été ou sont encore récoltées, élevées même, soit pour leurs sécrétions tégumentaires comme la laque extraite des *Laccifer lacca* d'Asie et *L. larreae* d'Amérique du Nord, ou la cire à chandelle qui provient d'*Ericerus pela* d'Inde et de Chine, soit encore pour des substances particulières contenues dans leurs corps, comme les graisses de *Llaveia axin,* énorme Margarodide mexicaine (2,5 cm), qui servent à fabriquer des vernis et des onguents. *Porphyrophora (Coccus) polonica* et *Kermes vermilio,* tous deux européens, fournissent l'écarlate, qui fut très utilisé pour la teinture jusqu'à la découverte, au XVI[e] siècle, du carmin que les Aztèques extrayaient des *Dactylopius coccus* et *indicus*. La « culture » du carmin, abandonnée dans le Nouveau Monde, a été introduite aux Canaries et en Afrique du Sud où elle se poursuit activement. Les *Dactylopius* sont inféodés aux Cactacées *Opuntia* et l'espèce *indicus* exerce une action parasitaire importante sur les figuiers de Barbarie au point qu'elle est importée en Australie pour compléter l'action de la chenille du *Cactoblastis cactorum,* originaire de l'Uruguay, dans la lutte contre ces plantes devenues indésirables.

Ordre des Hémiptères

Contrairement à d'autres noms vernaculaires d'Insectes, le mot français « punaise », dérivé du latin *putere* (= sentir mauvais), est loin de s'appliquer à tous les Hémiptères. Il ne désigne guère que les punaises de lit *(Cimex)* quand on l'emploie seul, et certaines espèces fort communes de Pentatomidés quand on parle de « punaises des bois ». Cela tient au fait que les Hémiptères, dont la taille varie de 1 mm à plus de 10 cm, présentent une extrême diversité d'aspect; aussi est-il difficile de les reconnaître à première vue comme les membres d'un même groupe, sinon peut-être par l'odeur spéciale que beaucoup dégagent lorsqu'on les saisit. Cependant, chez ces Insectes, les caractères morphologiques les plus remarquables sont importants pour la classification.

Le *tégument,* épais dans la plupart des cas et presque aussi dur que celui des Coléoptères, peut être, chez les Miridés par exemple, mince et souple. Ses couleurs varient à l'extrême; parfois très brillantes et d'origine physique (interférences lumineuses dans les couches superficielles de la cuticule), elles tiennent en général à des pigments, souvent bruns ou verts, disposés de telle sorte qu'ils rendent l'Insecte peu visible dans son milieu habituel. La structure du tégument et la forme même du corps contribuent d'ailleurs au mimétisme, fréquent et varié, des Hémiptères. Par exemple, nombre de ces derniers ressemblent à des fourmis et en évitent sans doute ainsi les attaques. D'autres, prédateurs, sont difficiles à distinguer de leurs proies.



M. Boulard

▲ ***Cochenille Lécanine du genre* Pulvinaria *déposant sa ponte dans un ovisac en ruban collé sur un jeune rameau de Sterculiacée.***



J Boudinot

▼◄ ***Éclosion imaginale d'un mâle de* Lagosinia strachani *(Lécanine) : l'ouverture du puparium s'effectue par l'extrémité postérieure à l'encontre de ce qui s'observe chez la plupart des autres Insectes qui sortent la tête la première. (Sur laurier-rose, Sahara.)***



M. Boulard

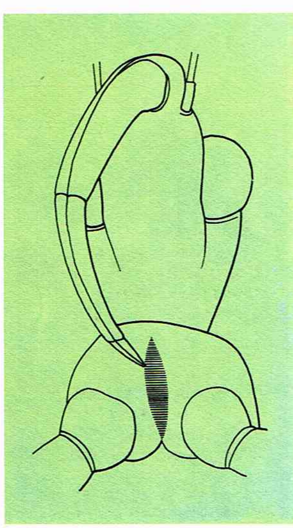
▼ **Steatococcus euphorbiae;** ***vue ventrale montrant l'entrée du marsupium et quelques petits que celui-ci contenait encore au moment de la préparation.***



C. Bevilacqua

▲ ***Un Hémiptère Scutellériné africain : Callidea bohemani.***

▼ ***Tête (face ventrale) d'un Reduviidé montrant la courbure du rostre dont l'extrémité frottant sur le « plectrum » strié du prosternum produit la stridulation.***



G. Hodebert

Il existe également des Hémiptères, dont certains fort communs dans nos régions, tels *Pyrrhocoris, Lygaeus, Graphosoma,* etc., que l'on remarque à leurs teintes vives et contrastées où dominent souvent le rouge et le noir. Une mélanine, déposée dans la cuticule, forme les dessins noirs. Quant aux pigments rouges, localisés dans l'épiderme, leur nature chimique diffère. Chez *Perillus bioculatus,* il s'agit de carotène pur provenant des doryphores, seules proies de ce Pentatomidé, qui tirent ce carotène des feuilles de pomme de terre. Chez *Pyrrhocoris* et beaucoup d'autres Hémiptères rouges, le pigment, une chromoprotéine, ne provient pas de l'alimentation. Bien des espèces fortement bariolées semblent immangeables par les prédateurs Vertébrés, voire même toxiques pour eux quand, se nourrissant sur des plantes vénéneuses, elles en accumulent les alcaloïdes. Leur livrée très apparente aurait donc valeur d' « avertissement ».

Lisse ou rugueux, glabre ou couvert d'une pilosité rarement très fournie, le tégument porte des sensilles variées parmi lesquelles il faut citer les *trichobothries.* Soies très fines, en général fort longues, insérées chacune dans une cupule de type particulier, les trichobothries caractérisent certains grands groupes d'Hémiptères, principalement les Amphibicorises et les Géocorises Pentatomorphes. Parmi ces derniers, leur position ainsi que leur nombre aident beaucoup à définir les tribus et à distinguer les genres.

Outre les glandes odorifiques, très importantes, dont il sera question plus loin, de nombreuses cellules sécrétrices, dispersées ou groupées, débouchent sur le tégument des Hémiptères; elles produisent des substances diverses, mais rarement des cires, à la différence de ce qui s'observe chez les Homoptères.

Les *appareils stridulants* des Hémiptères sont des formations cuticulaires situées, suivant les espèces, à des endroits très variés du tégument, et, contrairement à ceux des Homoptères, sont fort répandus dans l'ordre et toujours du type « à friction ». C'est en effet une crête cuticulaire striée ou denticulée, placée d'ordinaire sur une partie mobile (pattes, rostre, ailes), qui produit le bruit en frottant sur une « rape », petite aire de cuticule striée généralement abdominale ou thoracique. Les sons émis ont une fréquence beaucoup plus basse (50 à 200 hertz) que ceux des cigales (7 000 à 8 000 hertz).

La *tête,* caractérisée par sa paroi ventrale sclérifiée derrière le rostre, est souvent prognathe, mais, dans un même groupe, peut se présenter variablement inclinée par rapport à l'axe du corps. Les antennes, qui comportent au plus cinq articles, sont fort courtes et invisibles dorsalement chez les Hémiptères vivant dans l'eau (Hydrocorises) également appelés pour cette raison *Cryptocérates,* tandis que l'on nomme *Gymnocérates* les autres Hémiptères, pourvus, eux, d'antennes bien apparentes. Suivant les familles considérées, la tête porte ou non une paire d'ocelles situés entre les yeux composés. Le rostre, rabattu au repos contre la face ventrale, varie beaucoup quant à sa longueur relative et sa conformation ; dans quelques groupes, ses quatre articles semblent réduits à trois, voire à un seul.

Le *thorax,* les *ailes* et les *pattes* fournissent d'importants caractères systématiques. Parmi les éléments thoraciques mêmes, deux surtout doivent être cités à cet égard ; l'un, dorsal, est le *scutellum,* qui tend chez divers Pentatomorphes à se développer au point de recouvrir plus ou moins complètement l'abdomen en masquant les hémélytres ; l'autre élément correspond aux deux *métapleures,* parties latérales du métathorax, portant chez beaucoup d'Hémiptères des gouttières et des *aires odorifiques ;* il s'agit de formations cuticulaires spéciales, par où s'évacue la sécrétion de l'appareil odorant métathoracique ; très variées dans l'ensemble de l'ordre, mais comparables chez des espèces voisines, elles donnent d'utiles indications sur les degrés de parenté.

Les ailes antérieures, ou *hémélytres,* généralement divisées en *corie* et *membrane,* constituent un caractère fondamental des Hémiptères. La corie épaisse, dure, pigmentée et d'ordinaire opaque, se trouve elle-même subdivisée par deux profonds sillons longitudinaux en trois secteurs qui sont de l'intérieur vers l'extérieur : le *clavus,* la *mésocorie* et l'*exocorie.* En outre, dans deux familles surtout, les Miridés et les Anthocoridés, un court sillon, perpendiculaire au bord externe de l'aile, la *scissure cunéale,* délimite dans l'angle postérieur de la corie une petite pièce triangulaire, le *cuneus.* La membrane, mince, translucide sinon transparente, peu ou pas pigmentée, montre, mieux que la corie, les nervures dont la disposition aide à caractériser certaines familles. Dans le cas, fréquent chez les Hémiptères, de brachyptérisme, elle est la première atteinte par la réduction, de sorte que l'hémélytre peut sembler composé de la corie seulement.

Les ailes postérieures, abritées au repos sous les antérieures, s'accrochent à elles, lors du vol, en enclenchant une partie épaisse et écailleuse de leur bord antérieur dans la courte gouttière que forment une brosse et un onglet au bord postérieur du clavus. Le trajet de leurs nervures est souvent à prendre en considération pour distinguer les grands groupes. Ainsi les deux subdivisions du vaste sous-ordre des Géocorises, Cimicomorphes et Pentatomorphes, se reconnaissent à ce que la nervure radiale et la nervure médiane sont, dans la région apicale de l'aile postérieure, fusionnées chez les premiers, séparées et divergentes chez les seconds.

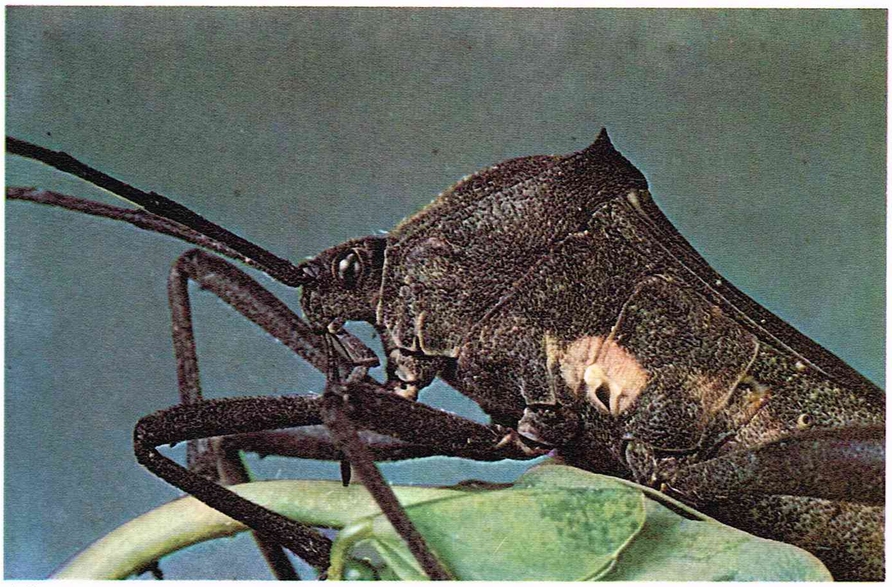
Les pattes montrent fréquemment des modifications corrélatives du genre de vie. Beaucoup de prédateurs, les Reduviidés en particulier, ont des pattes antérieures préhensiles, ou du moins pourvues, à l'extrémité des tibias, de pelotes hérissées de poils spéciaux, adhésifs, facilitant la saisie et le maintien des proies. Chez les Cydnidés, Hémiptères fouisseurs, les tibias antérieurs et parfois postérieurs, aplatis ou carénés et munis de fortes épines sur leurs bords, facilitent le creusement des sols meubles. Les pattes postérieures, souvent renflées au niveau des fémurs dans les espèces capables de sauter, présentent de volumineuses protubérances dentées ou des expansions foliacées, à signification sans doute sexuelle, chez

les mâles surtout de divers Hémiptères, principalement des Coréidés. Nombre d'Hydrocorises ont des tibias et des tarses postérieurs transformés en palettes natatoires, tandis que d'autres adaptations des pattes permettent aux Amphibicorises de se déplacer aisément à la surface des eaux. Le nombre d'articles des tarses, trois, deux ou, rarement, un, l'absence ou la présence et la forme des « pulvilles » annexées aux griffes sont les caractères des pattes les plus souvent utilisés pour la classification.

L'*abdomen* de beaucoup d'Hémiptères dessine en coupe transversale la silhouette d'une tête de chat vue de face. Deux paires de lames minces : les *paratergites* dorsaux et ventraux, bordent latéralement les tergites; articulées, elles sont disposées de telle sorte qu'elles constituent sur les côtés de l'abdomen deux angles dièdres qui correspondent aux oreilles du chat et que l'on appelle le *connexivum*. Ce dispositif, joint à l'élasticité des membranes intersegmentaires, autorise une forte distension de l'abdomen, l'angle que forment les lames du connexivum pouvant s'ouvrir largement.

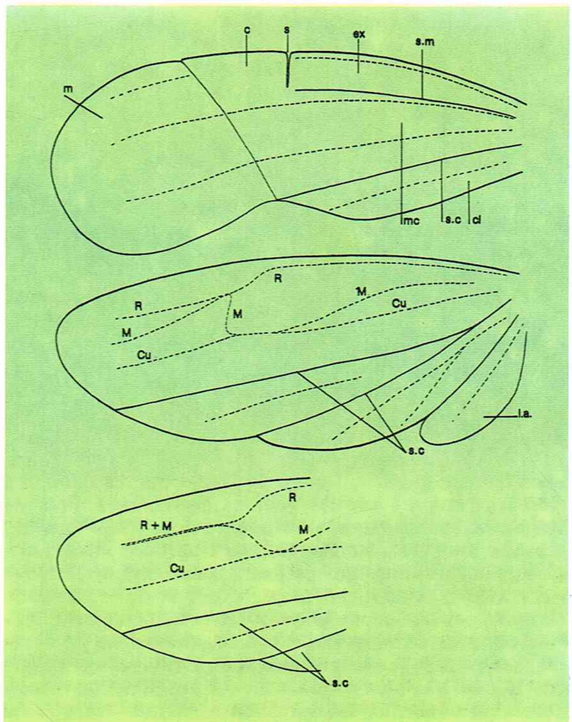
Les *glandes odorifiques,* dites larvaires, sont les plus constantes et les plus caractéristiques des diverses glandes tégumentaires abdominales. Typiquement au nombre de trois, mais pouvant être réduites à deux, voire à une seule, elles ont leurs orifices alignés les uns derrière les autres au milieu de la face dorsale entre les tergites III et IV, IV et V, V et VI. Souvent bien apparents chez les larves, ces orifices persistent, au moins à l'état de traces, chez les adultes. Comme dans bien d'autres groupes d'Insectes, les *genitalia* ont un grand intérêt systématique, puisqu'ils permettent notamment la discrimination précise des espèces. On utilise surtout les caractères des paramères ainsi que du phallus, enfermé au repos dans le *pygophore,* sternite IX transformé chez les mâles en une vaste capsule. Les femelles de presque tous les Hémiptères possèdent un ovipositeur; il est constitué soit de longues lames denticulées chez les espèces qui enfoncent leurs œufs dans des tissus végétaux, soit de plaques courtes chez les espèces dont les œufs sont simplement déposés sur le substrat.

L'*appareil odorifique,* qui produit la sécrétion malodorante donnant aux punaises leur mauvaise réputation, caractérise d'autant mieux les Hémiptères qu'il manque complètement chez les Homoptères. Deux systèmes glandulaires principaux le composent : d'une part les *glandes dorso-abdominales,* présentes dès la naissance, mais qui cessent souvent de fonctionner à la fin de la vie larvaire, d'autre part les *glandes métathoraciques,* propres aux imagos. Dans les deux systèmes, il s'agit, à l'origine du moins, de simples sacs tapissés de cellules sécrétrices et formés par une invagination impaire et médiane de la membrane reliant soit deux segments abdominaux, soit le thorax et l'abdomen. Les orifices de ces glandes, d'ordinaire maintenus fermés par l'affrontement de leurs bords, s'ouvrent grâce à la contraction de muscles tégumentaires, puis la sécrétion est expulsée, parfois violemment, sous l'influence, semble-t-il, d'une brusque augmentation de la pression sanguine.



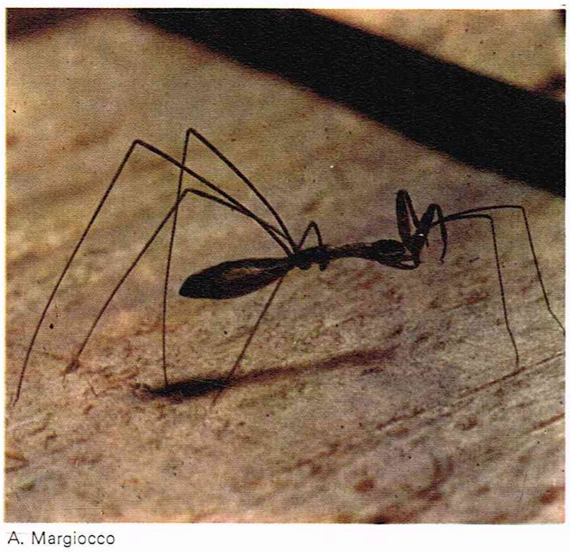
J. Carayon

▲ Anoplocnemis curvipes, Hémiptère Coréide, vu de profil, montrant, dans une tache claire, l'un des orifices des glandes odorifiques.



G. Hodebert

◀ Conformation des ailes d'Hémiptères. En haut, hémélytre; c, cuneus; cl, clavus; ex, exocorie; m, membrane; mc, mésocorie; s, scissure cunéale; s.c, sillon cubital; s.m, sillon médian. Au milieu, aile postérieure (chez un Pentatomorphe) : Cu, nervure cubitale; l.a, lobe anal; M, nervure médiane; R, nervure radiale; s.c, sillon cubital (fourchu). En bas, extrémité de l'aile postérieure d'un Cimicomorphe montrant la fusion caractéristique des extrémités des nervures radiale et médiale (R + M).

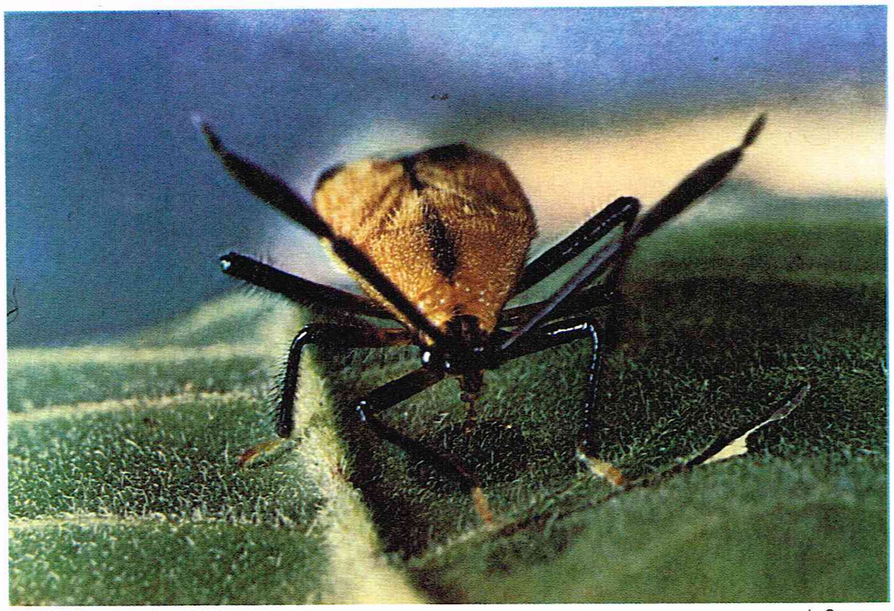


A. Margiocco



A. Margiocco

◀ A gauche,* Ploiaria domestica, *Reduviidé remarquable par la très grande longueur de ses pattes qui rappellent celles des moustiques, qui lui servent très souvent de proie; à droite, larve de* Nezara viridula *dont les taches claires sur l'abdomen marquent l'emplacement des glandes odorifiques.



J. Carayon

▲ **Lycidocoris uniformis,** ***Hémiptère Miridé en train de piquer une feuille sur laquelle on aperçoit la flaque de salive formant une tache plus sombre.***

De même que les glandes dorso-abdominales, les appareils odorants métathoraciques de type *omphalien* conservent, sans grands changements, cette conformation originelle. Caractérisés par un orifice impair et médian situé sur la face ventrale du thorax, près de sa jonction avec l'abdomen, ils s'observent chez tous les Hémiptères autres que les Géocorises. Ces derniers possèdent des appareils odorants métathoraciques de type *diastomien,* dérivé du précédent et appelé ainsi parce qu'il présente deux orifices largement séparés. Symétriquement placés sur les bords des cavités articulaires des pattes postérieures, ces orifices se prolongent sur les métapleures par des gouttières odorifiques, mentionnées dans la morphologie. Quant à l'appareil interne, devenu plus complexe, il montre en général un vaste réservoir médian, dont les cellules sécrétrices se sont séparées pour constituer de part et d'autre une paire de glandes autonomes. Le produit des appareils odorifiques est d'ordinaire un liquide volatil, incolore ou ambré. Sa composition chimique varie beaucoup suivant les espèces, et parfois dans une même espèce suivant les glandes considérées. Près de vingt-cinq substances chimiques y ont été trouvées, presque toujours en mélange. Les plus fréquentes, principalement responsables de l'action du produit, sont des aldéhydes aliphatiques comptant six à dix atomes de carbone, en particulier le *trans-hexenal,* également présent dans les sécrétions d'autres Insectes, dans de nombreuses plantes, dans le whisky, etc. L'appareil odorifique des Hémiptères a sans aucun doute une fonction essentiellement défensive. Sa sécrétion se montre toxique ou répulsive pour de nombreux Insectes, des Araignées et certains Vertébrés insectivores. Elle n'est généralement émise qu'en cas d'attaque, souvent de telle manière que l'Hémiptère cherche à atteindre son assaillant. Néanmoins cette défense paraît inefficace vis-à-vis de bien des prédateurs et parasites qui, insensibles à la sécrétion ou sachant y échapper, peuvent décimer les Hémiptères. Dans certaines espèces telles que les Bélostomes et les Lygaeidés par exemple, les glandes odorantes métathoraciques jouent un rôle dans la vie sexuelle, car elles se développent énormément chez les mâles en période d'activité génitale. Enfin, les sécrétions odorifiques facilitent parfois les rassemblements d'individus d'une même espèce et servent aussi de « phéromones d'alarme ».

L'*appareil digestif* des Hémiptères, comme celui des Homoptères, ne possède pas le *jabot* stomodéal si souvent observé ailleurs chez les Insectes dont la nourriture est à base de produits liquides. C'est l'estomac, très dilatable, qui fait office de réservoir. Il se poursuit par un intestin grêle plus ou moins long, dont le segment postérieur porte chez la plupart des Pentatomorphes phytophages des « cæcums » ou « cryptes à symbiontes ». Les Homoptères sont tous dépourvus de telles cryptes et hébergent leurs symbiontes dans des « mycétomes » isolés, ce que font aussi un petit nombre d'Hémiptères, tels que les Cimicidés, et quelques Lygaeidés. Ainsi que les quatre tubes de Malpighi à fonction principalement excrétrice, certaines parties de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur (glandes rectales) règlent, par réabsorption ou évacuation, la teneur en eau du milieu intérieur et la pression osmotique. Mais les « chambres filtrantes » que possèdent beaucoup d'Homoptères semblent très rares chez les Hémiptères. La digestion s'opère en majeure partie sous l'action de la salive que produit une paire de volumineuses *glandes labiales,* composées chacune d'une glande principale bi- ou plurilobée et d'une glande accessoire souvent tubuleuse. Celle-ci semble fournir presque exclusivement l'eau qui dilue les principes actifs élaborés dans la glande principale. La salive des Hémiptères n'a guère été étudiée en détail que chez des Géocorises, des phytophages surtout, à cause des lésions qu'elle provoque dans les tissus attaqués, et des micro-organismes qu'elle véhicule.

Comme les Homoptères, les Pentatomorphes produisent d'ordinaire deux salives bien différentes. La première émise devient aussitôt à l'air libre un gel consistant qui maintient d'abord l'apex du rostre contre l'organe piqué, et qui constitue ensuite une gaine imperméable autour des stylets tout le long de leur trajet dans les tissus. Une autre salive, liquide, injectée peu après la première, facilite la pénétration des stylets et, en bien des cas, lyse plus ou moins complètement le contenu des cellules tout autour de la piqûre et commence la digestion avant même que le liquide alimentaire ne soit absorbé par l'Insecte. La salive liquide des Pentatomorphes et, en général, la salive des Hémiptères, contiennent des enzymes diverses, adaptées au régime alimentaire habituel de l'espèce considérée. Chez les phytophages, on y trouve notamment des amylases, d'autres carbohydrases, une pectinase, parfois une lipase et des protéinases. La salive des prédateurs, dont la composition, dans le cas de certains Reduviidés au moins, ressemble à celle du venin de serpent, est riche en protéinases et en hyaluronidase ; elle renferme souvent des neurotoxines qui tuent ou paralysent très vite les proies attaquées. Les formes hématophages, tels les Cimicidés, et les Triatominés, généralement proches parentes de formes prédatrices, semblent avoir une salive bien différente, dont on sait qu'elle est anticoagulante.

Par rapport aux Homoptères, tous phytophages, les Hémiptères possèdent des régimes alimentaires considérablement diversifiés comme le montre la liste suivante :

Sources de nourriture		Principaux Hémiptères utilisateurs
Plantes supérieures	sève et contenus cellulaires	Miridés, Tingidés, Piesmatidés, quelques Lygaeidés, Coréidés, Pentatomidés et familles voisines
	graines	Beaucoup de Lygaeidés, Pyrrhocoridés, des Pentatomidés
Champignons (mycéliums)		Aradidés
Algues filamenteuses et unicellulaires		Corixidés
Insectes et autres Arthropodes		Les Hydrocorises (sauf Corixidés), tous les Amphibicorises et Archéocorises, Géocorises, Reduviidés, Nabidés, Anthocoridés, Microphysidés, Lygaeidés, Géocorinés, Pentatomidés, Asopinés.
Sang des Vertébrés		Cimicidés, Polycténidés, Reduviidés, Triatominés, certains Lygaeidés *(Cleradini)*

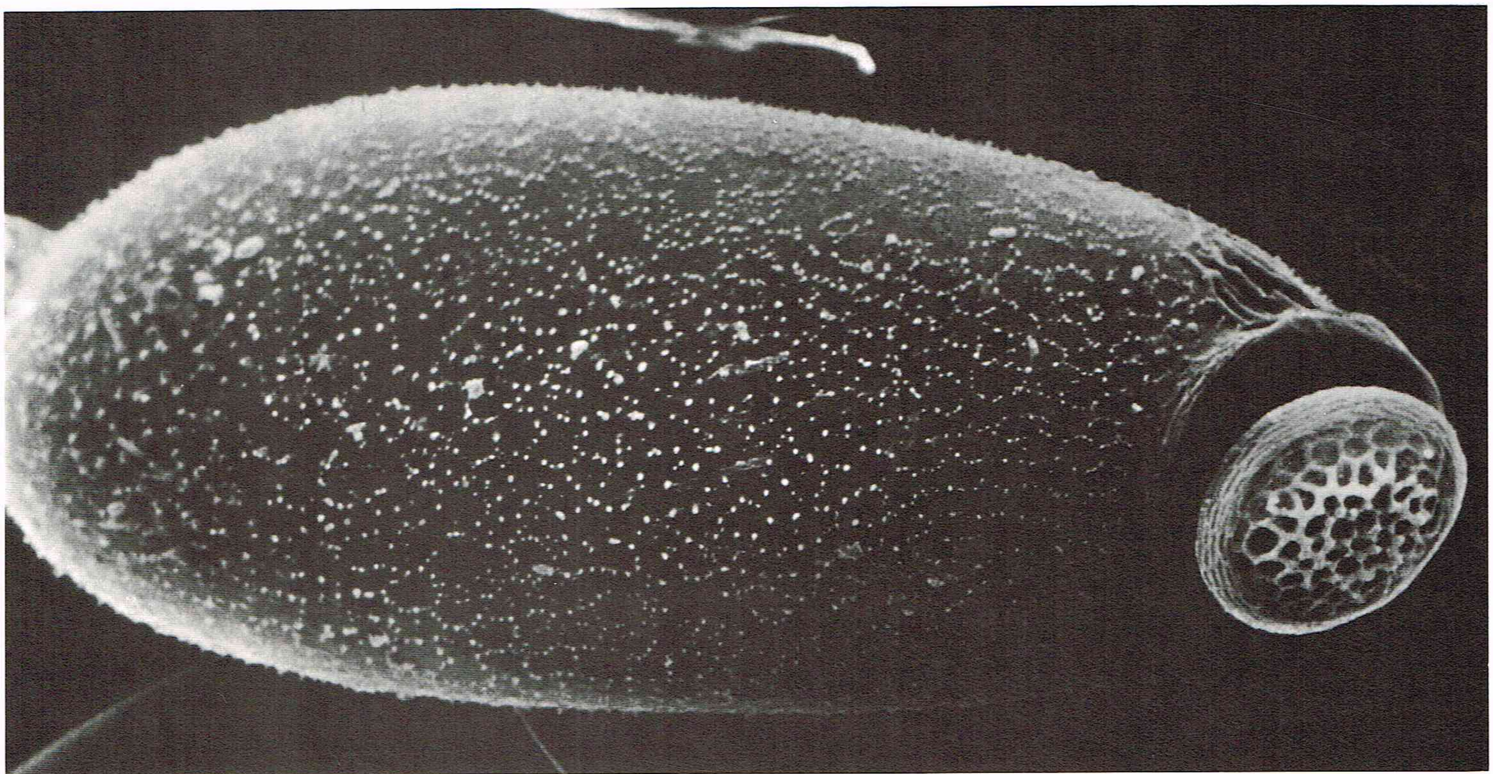


A. Margiocco

◀ *Accouplement de* Pyrrhocoris apterus, *représentant très commun en Europe de la famille des Pyrrhocoridés. Se tient ordinairement en foule, sur le tronc ou à la base des tilleuls dont il suce les graines.*

La diversification, on le remarquera, s'est opérée seulement dans le sous-ordre des Géocorises, tous les autres Hémiptères, Corixidés exceptés, ayant conservé un régime prédateur non spécialisé que l'on peut supposer originel. Beaucoup de Géocorises, de Miridés notamment, ont un régime mixte où alimentations végétale et animale entrent pour une part variable suivant les Hémiptères considérés. Même parmi les phytophages et les prédateurs stricts, peu d'espèces se montrent inféodées soit à une ou quelques plantes, soit à un petit nombre de proies proches parentes.

Les *appareils reproducteurs* internes des Hémiptères offrent un grand intérêt pour la classification. Celui des mâles surtout, qui varie beaucoup dans l'ensemble de l'ordre mais conserve un même plan d'organisation chez tous les membres d'une même famille, aussi divers soient-ils par ailleurs. Dans l'appareil génital femelle, le nombre des ovarioles, compris entre deux et huit, reste d'ordinaire constant au sein d'une famille, mais c'est la spermathèque qui donne le plus d'indications systématiques. Présente chez tous les Hémiptères, hormis les Géocorises Cimicomorphes, elle permet d'y caractériser des groupes de rang taxonomique plus ou moins élevé suivant les cas, depuis la famille jusqu'à l'espèce. Chez les Cimicomorphes, la spermathèque tantôt s'est transformée en une *glande vermiculaire* ayant un tout autre rôle, tantôt a complètement disparu. Les spermatozoïdes s'accumulent alors dans des formations vicariantes très diverses (pseudo-spermathèques des Reduviidés, sacs séminaux des Miridés, etc.) puis émigrent souvent jusque dans la région antérieure des pédicelles où s'opère la fécondation. Cinq familles de Cimicomorphes sont très remarquables par l'*insémination extragénitale traumatique* que possèdent tous ou certains de leurs représentants; exception faite du cas spécial des Strepsiptères, il s'agit là d'un phénomène unique chez les Insectes. Chez tous les Cimicidés, Polycténidés et Plokiophilidés, ainsi que chez la plupart des Anthocoridés, le mâle, lors de l'accouplement, perfore avec son organe copulateur le tégument abdominal de la femelle, soit en un point quelconque, soit au niveau d'une formation particulière : le *spermalège* en partie tégumentaire et en partie sanguin. Les spermatozoïdes, injectés directement dans le sang ou dans le spermalège, émigrent ensuite dans l'organisme femelle pour aller s'accumuler dans des *conceptacles séminaux,* autres formations particulières annexées à la paroi des oviductes. Nombre de Nabidés présentent des phénomènes comparables, mais le mâle perfore la paroi du vagin et non pas le tégument abdominal de la femelle. Une seule espèce, le Miridé *Campyloneura virgula,* est connue comme parthénogénétique. Les autres Hémiptères ne peuvent se reproduire sans qu'il y ait accouplement. Celui-ci varie beaucoup quant à ses préliminaires, sa posture et sa durée, qui atteint souvent plusieurs jours, chez les Pentatomorphes du moins. Quelques Hémiptères (Polycténidés, des Anthocoridés, certains Lygaeidés du genre *Stilbocoris*) donnent naissance à des larves qui ont achevé leur développement embryonnaire et sont enveloppées seulement d'une fine cuticule dont elles sortent aussitôt nées. Mais en général, il y a ponte d'œufs pourvus d'un chorion, qui sont tantôt enfoncés dans des tissus végétaux, tantôt déposés sur le substrat, soit isolément, soit en groupes, parfois à l'abri d'une oothèque. Par leur forme et leur structure, le nombre et la disposition des micropyles et des aéropyles, les modalités de leur développement, les œufs montrent une extrême diversité à l'échelle de l'ordre des Hémiptères, tout en gardant une conformation semblable au sein d'une même famille.



J. Carayon

▲ Œuf de punaise des lits (Cimex lectularius) montrant l'opercule antérieur qu'a soulevé la larve pour éclore (document réalisé avec le microscope à balayage du Laboratoire de géologie du Muséum).

Selon les groupes, les larves éclosent soit en soulevant un opercule antérieur, soit en découpant une calotte à l'aide d'un *ruptor ovi,* soit en faisant éclater le chorion. Le développement larvaire normal s'opère en cinq stades, exceptionnellement quatre.

Les Hémiptères comptent aujourd'hui environ trente mille espèces connues, réparties dans un peu plus de soixante familles. Pendant longtemps, la majorité des spécialistes a divisé l'ordre en deux groupes très inégaux quant au nombre de leurs représentants : d'une part, les *Hydrocorises,* qui vivent dans l'eau, également appelés *Cryptocérates* à cause de leurs antennes cachées, d'autre part, les *Géocorises,* vivant sur terre ou sur l'eau et nommés aussi *Gymnocérates,* en raison de leurs antennes apparentes.

Dufour en 1833, séparant à bon droit des Géocorises proprement dits les Hémiptères qui habitent la surface des eaux, en a fait une troisième subdivision : les Amphibicorises. Bien d'autres classifications furent proposées par la suite. Toutes sont moins satisfaisantes que celle de Dufour, étayée maintenant par de nouveaux arguments et généralement réadoptée depuis plus de vingt ans.

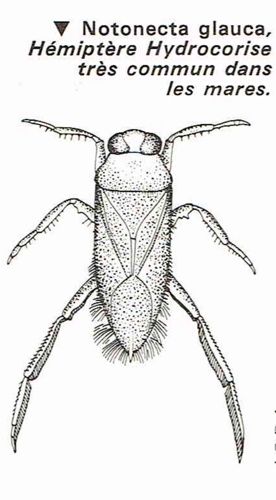
Une étude récente cependant, fondée principalement sur l'appareil odorifique (Carayon, 1971), a montré qu'il y a en réalité deux groupes bien différents dans les Géocorises au sens de Dufour. L'un de ces groupes, qui doit conserver le nom de Géocorises, mais en un sens restreint, réunit les représentants les plus évolués de l'ordre, caractérisés notamment par un appareil odorant métathoracique de type diastomien. L'autre groupe, qui mérite de constituer un sous-ordre nouveau des Archéocorises, se compose d'Hémiptères habitant les sols humides et le bord des eaux, conservant un appareil odorifique omphalien et, à bien des égards, restés les plus proches des formes primitives.

Voici, dans ses grandes lignes et jusqu'aux principales super-familles, la classification des Hémiptères que les connaissances actuelles nous conduisent à adopter.

Sous-ordre des Hydrocorises

Les Hydrocorises se caractérisent par des antennes courtes, cachées sous la tête. Ces Hémiptères vivent dans l'eau, sauf les *Gelastocoroidea* qui se tiennent sur les rives, et constituent avec les *Nepoidea,* les *Notonectoidea* et les *Corixoidea* quatre super-familles.

▼ Notonecta glauca, *Hémiptère Hydrocorise très commun dans les mares.*



I.G.D.A.

Super-famille des Gelastocoroidea

Les *Gelastocoroidea* sont les seuls Hydrocorises qui ne vivent pas dans l'eau, mais sur les rives, comme le faisaient sans doute les ancêtres du sous-ordre. Leur corps trapu mesure de 4 à 6 mm, et porte de gros yeux saillants.

Les **Gélastocoridés,** peu nombreux, répartis surtout dans la zone tropicale, ressemblent à de minuscules crapauds couverts de la bave où ils se tiennent en permanence; leurs pattes antérieures sont préhensiles. Les **Ochtéridés,** dont une espèce, *Ochterus marginatus,* se trouve en France, ont la face dorsale veloutée et des pattes semblables; ils sautent et volent très agilement au bord des eaux.

Super-famille des Nepoidea

Les *Nepoidea* sont caractérisés par un corps assez plat, ovale et souvent allongé, de taille moyenne ou grande. Les pattes antérieures sont préhensiles. Les **Népidés** ou « scorpions d'eau », pourvus d'un long siphon respiratoire à l'apex de l'abdomen, sont représentés par les nèpes et les ranatres, communes dans les étangs où elles marchent plus qu'elles ne nagent. Les **Bélostomatidés,** à siphon abdominal très court et pattes postérieures nageuses, sont presque tous tropicaux; certains, avec une taille de 110 mm, représentent les géants de l'ordre; très voraces, ils s'attaquent aux têtards, Mollusques aquatiques, jeunes Poissons, etc. Les **Naucoridés,** dont deux espèces, *Naucoris cimidoides* et *N. maculatus,* abondent dans les étangs sous nos climats, diffèrent des précédents par leur membrane hémélytrale dépourvue de nervures; alors que leurs fémurs antérieurs sont très élargis, ceux d'*Aphelocheirus aestivalis,* seul membre français des **Aphélocheiridés** proches des Naucoridés, sont peu renflés; *A. aestivalis* se tient sous les pierres dans les eaux courantes.

Super-famille des Notonectoidea

Les *Notonectoidea* ont un corps dorsalement convexe, le plus souvent petit, et n'atteignant pas, au maximum, 20 mm. Leur rostre possède quatre articles. Ces notonectes, fort communs dans toutes les eaux stagnantes, où ils nagent sur le dos et capturent jusqu'à des têtards, sont les principaux représentants des **Notonectidés.** Les **Pléidés** se distinguent de ceux-ci par leur taille toujours inférieure à 5 mm et leur tête en partie fusionnée avec le thorax; peu agiles, ils se tiennent au milieu des plantes aquatiques et sous les pierres immergées.

Super-famille des Corixoidea

Les *Corixoidea* se distinguent de tous les autres Hydrocorises par leur rostre très court, en apparence unisegmenté, leurs pattes antérieures courtes, aplaties à l'extrémité en palettes frangées de fortes soies, les pattes postérieures étant nageuses. Le corps est d'ordinaire transversalement zébré de brun. Hémiptères aquatiques les plus riches en représentants, les **Corixidés** abondent dans les eaux douces ou saumâtres. Ils se nourrissent surtout d'Algues et d'autres petits organismes aquatiques qu'ils récoltent par raclage avec leurs pattes antérieures puis que leur appareil pharyngien, triturant et filtrant, transforme en aliment liquide. Les Corixidés pullulent à un tel point, dans certaines régions du Mexique notamment, que les habitants recueillent leurs œufs en grandes quantités, les font sécher et s'en servent comme nourriture.

Sous-ordre des Amphibicorises

Les Amphibicorises possèdent des antennes dorsales bien visibles. La face ventrale du corps est en général couverte d'un duvet argenté. Ils se caractérisent par la présence de trois paires de trichobothries céphaliques. Ces Hémiptères glissent ou marchent à la surface des eaux. On distingue à l'intérieur du groupe deux super-familles : les *Hebroidea* et les *Gerroidea*.

Super-famille des Hebroidea

Les *Hebroidea* se caractérisent par un scutellum apparent, et des griffes insérées à l'apex des tarses. Leur taille ne dépasse pas 3,5 mm. Ces Hémiptères se tiennent principalement sur la végétation flottante ou sur les plantes au bord même de l'eau. Les Hébridés, qui ont moins de 2,5 mm et un tégument velouté, sont représentés en France par quatre espèces du genre *Hebrus*. Un peu plus grands (3,5 mm), non veloutés, souvent aptères, les **Mésovéliidés** se composent seulement du genre *Mesovelia* dont deux espèces, peu communes, vivent sous nos climats.

Super-famille des Gerroidea

Les *Gerroidea* ont un scutellum non apparent, et possèdent des griffes d'ordinaire insérées avant l'extrémité des tarses qui sont fendus. Leur taille varie entre 2 et 40 mm. Les Hémiptères se rencontrent surtout à la surface même de l'eau. Les **Gerridés** ont un corps étroit et allongé dépassant 10 mm, et seules leurs pattes moyennes et postérieures, rapprochées à la base, longues et fines, servent à la locomotion qui s'opère par saccades; leurs pattes antérieures, beaucoup plus courtes, ne sont utilisées que pour la capture de proies; leurs représentants en France, une dizaine d'espèces de *Gerris,* bien connus sous le nom d' « araignées d'eau », se rencontrent communément à la surface des mares ou des étangs, parfois des eaux courantes. De curieux Gerridés aptères, tous tropicaux, les *Halobates,* passent leur vie entière sur la mer, souvent loin des côtes. Plus trapus et plus petits (moins de 10 mm), les **Véliidés,** dont les trois paires de pattes sont assez semblables et équidistantes, glissent régulièrement à la surface des eaux; deux genres se trouvent en Europe : d'une part les *Velia,* de taille supérieure à 5 mm, qui comptent quatre espèces françaises et fréquentent surtout les ruisseaux dans leurs parties les plus calmes, d'autre part les *Microvelia* (1,5 à 2,5 mm), dont deux espèces vivent dans nos régions sur les plantes aquatiques au bord des mares. Plusieurs groupes d'Hémiptères tropicaux, analogues aux Véliidés paléarctiques, constituent des sous-familles particulières, voire des familles distinctes comme les **Macrovéliidés,** toutes pauvres en représentants. Les **Hydrométridés** diffèrent beaucoup des autres Gerroidea par leur corps filiforme dont les pattes, extrêmement fines, portent leurs ongles à l'apex; deux espèces d'*Hydrometra,* très voisines, sont communes en Europe; on les trouve dans la végétation, au bord même des eaux stagnantes à la surface desquelles elles se déplacent en marchant.

Sous-ordre des Archéocorises

Les Archéocorises portent des antennes apparentes mais sont dépourvus de trichobothries céphaliques, et de duvet argenté sur la face ventrale du corps. Les hémélytres à corie, souvent peu ou pas distincts de la membrane, sont fortement marqués par des nervures formant plusieurs cellules. Ces Hémiptères vivent au bord des eaux et dans les endroits très humides. Les représentants les plus remarquables sont distribués en trois super-familles : les *Dipsocoroidea,* les *Enicocephaloidea* et les *Leptopodidea*.

Super-famille des Dipsocoroidea

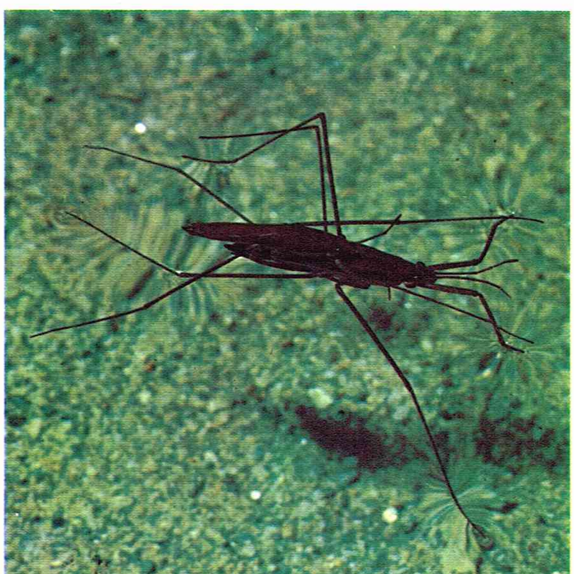
Les *Dipsocoroidea* ont les deux premiers articles des antennes beaucoup plus courts et plus épais que les derniers qui portent de longs poils très fins. La membrane est peu ou pas distincte de la corie. Leur taille atteint au plus 2,5 mm. Les **Dipsocoridés,** dont la tête est prognathe et conique, comptent en Europe une dizaine de représentants appartenant à deux genres principaux : les *Crypstostemma* qui vivent sous les galets au bord des rivières et les *Ceratocombus* que l'on trouve dans les prairies humides. Avec leur taille souvent inférieure à 1 mm, les **Schizoptéridés** sont les plus petits de tous les Hémiptères; leur tête, large, courte et plus ou moins infléchie, rappelle beaucoup celle d'Homoptères; ils habitent l'humus et les mousses humides et sont uniquement tropicaux.

Super-famille des Enicocephaloidea

Les *Enicocephaloidea* présentent un corps élancé, une tête longue, brusquement renflée derrière les yeux. Les hémélytres ne sont pas divisés en corie et membrane. Ils portent aux pattes antérieures une pince formée par l'extrémité élargie du tibia, un tarse à un seul article et des griffes. Une seule famille fort rare, les **Énicocéphalidés,** les représente en Europe. Ils habitent surtout les pays chauds; la couche superficielle des sols meubles, dans les endroits humides, constitue leur principal habitat.

Super-famille des Leptopodidea

De corps ovale, de taille généralement comprise entre 3 et 7 mm, des gros yeux proéminents, les *Leptopodidea* possèdent une membrane hémélytrale distincte de la corie, montrant quatre à cinq grandes cellules parallèles. Tous les articles des antennes sont couverts de poils courts. Les **Saldidés,** brun-noir plus ou moins taché de clair, constituent la famille la plus riche en espèces : environ deux cents dans le monde, dont une quarantaine en Europe; habitant les rives des eaux douces, parfois le littoral, ils courent et volent avec une extrême agilité en paraissant faire de brusques sauts; *Aepophilus bonnairei,* unique représentant d'une sous-famille particulière, vit sur les côtes atlantiques d'Europe et au Japon dans les rochers découverts seulement aux grandes marées; se nourrissant de petits Animaux marins, il subsiste, des semaines durant, sous plusieurs mètres d'eau en respirant l'air retenu entre les fentes rocheuses; ses hémélytres, très réduits, forment deux écailles pointues.



A. Margiocco

◀ ***Accouplement de*** **Gerris majas** ***connus sous le nom d' « araignées d'eau ».***



J. Carayon

▲ **Aepophilus bonnairei,** *Hémiptère Archéocorise vivant en « cloche à plongeurs », dans les fentes de rochers normalement couverts par la mer et découverts seulement aux grandes marées sur les côtes atlantiques d'Europe et au Japon.*

▶ *Page ci-contre, en haut :* **Pycnopterna striata,** *Miridé commun en Europe sur le chêne, montrant le cuneus, ici bien visible, coloré en jaune et les deux cellules sur la membrane.*

▼ *A gauche, œufs et larves nouveau-nées de* **Cimex lectularius;** *à droite, le mâle et la femelle du même Cimicidé se nourrissent exclusivement de sang.*

Les **Leptopodidés,** voisins des Saldidés, s'en distinguent par les fortes épines qui arment en partie le rostre et les pattes antérieures; trois espèces habitent, dans le sud de l'Europe, les éboulis rocheux et les galets, parfois loin de l'eau.

Sous-ordre des Géocorises

Les Hémiptères possédant un appareil odorifique diastomien et ne vivant pas habituellement dans les milieux aquatiques ou très humides, représentent le vaste sous-ordre des Géocorises. A l'intérieur de celui-ci, on distingue deux grands groupes.

Celui des *Cimicomorphes* est constitué par des Hémiptères présentant les extrémités des nervures radiale et médiane confondues dans l'aile postérieure, sans trichobothries abdominales, et caractérisés par une spermathèque transformée ou absente. Les représentants de ce groupe sont divisés en deux super-familles : les *Cimicoidea* et les *Reduvioidea*.

L'autre groupe, celui des *Pentatomorphes,* est constitué par des Hémiptères dont les nervures radiale et médiane de l'aile postérieure sont divergentes à leur extrémité. Ils possèdent des trichobothries abdominales, et leur spermathèque est toujours présente. Les Pentatomorphes sont distribués en quatre super-familles : les *Aradoidea,* les *Piesmatoidea,* les *Coreoidea* (au sens large) et les *Pentatomoidea*.

Super-famille des Cimicoidea

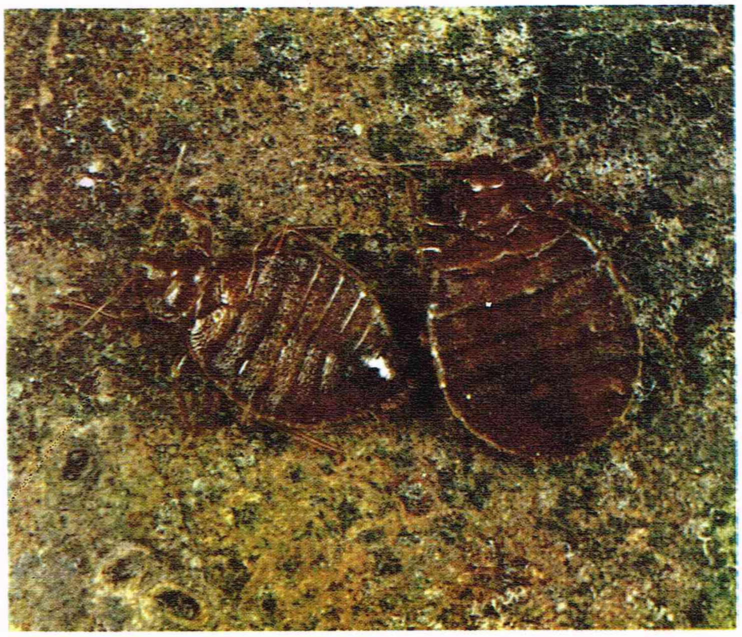
Les *Cimicoidea* sont l'une des plus vastes super-familles d'Hémiptères. Ses membres, dont la parenté se reconnaît surtout à certaines particularités anatomiques, montrent une très grande diversité d'aspects et de formes; la morphologie externe ne fournit pas de caractères communs simples. Le plus souvent, la taille est inférieure à 10 mm; le tégument est mince et souple, le rostre, ni robuste ni arqué, est formé de quatre articles. Les pattes antérieures sont rarement préhensiles. Les quelque quatre-vingts représentants des **Cimicidés,** dont les hémélytres sont toujours réduits à de courtes écailles ciliées, ressemblent au membre le plus connu de la famille, la trop célèbre punaise de lit, *Cimex lectularius;* tous se nourrissent exclusivement de sang, celui de chauve-souris surtout, moins souvent celui d'Oiseaux; seules, la punaise des lits et sa proche parente *C. hemipterus* se sont adaptées à l'homme aux temps préhistoriques et sont maintenant répandues presque partout dans le monde.

Malgré leur forme étrange liée au parasitisme, les **Polycténidés,** aptères et sans yeux, sont des hématophages voisins des Cimicidés. Ils sont rares, uniquement tropicaux, et vivent en permanence dans le pelage de chauves-souris. Les **Anthocoridés,** longs de 4 mm au plus, sont caractérisés par la présence simultanée d'un *cuneus* sur les hémélytres et d'ocelles sur la tête; ils comptent environ cinq cents représentants connus dans le monde, dont quatre-vingt-dix dans la région paléarctique occidentale; prédateurs, ils s'attaquent à d'autres petits Insectes (pucerons, cochenilles, etc.) et à des Acariens. Proches des Anthocoridés, mais pourvus de pièces génitales différentes, les **Plokiophilidés** vivent uniquement sur les toiles d'Araignées ou d'Embioptères; on n'en connaît qu'une dizaine d'espèces, toutes tropicales. A peu près aussi nombreux que les Anthocoridés, les **Nabidés** ont une taille généralement supérieure à 6 mm et sont dépourvus de cuneus; certains de leurs représentants européens (trente environ), beige ou brun uniforme, abondent sur les plantes basses; prédateurs, ils ressemblent superficiellement à des Reduviidés, mais leur rostre, non incurvé, possède quatre articles.

Les **Microphysidés,** petite famille de quelque vingt-cinq membres, habitent presque tous la région paléarctique où ils se trouvent principalement sous la mousse et parmi les lichens couvrant les vieilles branches; ce sont de fort petits Hémiptères, prédateurs, longs de 1,5 à 2,5 mm, reconnaissables d'ordinaire à leur dimorphisme sexuel très accusé; tandis que les mâles ont un corps étroit et de longues ailes, les femelles montrent des



G.S. Giacomelli



G.S. Giacomelli

hémélytres fort courts et un abdomen globuleux. Les **Miridés,** avec au moins sept mille espèces déjà décrites, constituent la plus vaste de toutes les familles d'Hémiptères ; très divers quant à la taille, aux formes et aux couleurs, ils sont bien caractérisés par leurs hémélytres pourvus d'un cuneus et de nervures dessinant sur la membrane une ou, plus souvent, deux cellules ; on en trouve à peu près dans le monde entier, fréquentant les plantes vivantes dont beaucoup prélèvent la sève ou les contenus cellulaires ; plusieurs espèces, tropicales surtout, appartenant notamment aux genres *Lygus, Helopeltis, Salhbergella,* sont de dangereux ennemis des cultures ; en revanche, d'autres Miridés, se nourrissant de petits Insectes nuisibles, pucerons par exemple, peuvent jouer un rôle utile à l'agriculture. Bien des membres de cette famille paraissent avoir un régime alimentaire mixte, pour partie végétal et pour partie animal. Les **Tingidés,** proches des Miridés, ont cependant un aspect différent : sur toute leur face dorsale, parfois étrangement bosselée, la cuticule, translucide, avec un réseau régulier d'alvéoles opaques, ressemble à de la dentelle ; les « hémélytres », entièrement alvéolés aussi, ne montrent ni corie ni membrane et le scutellum est d'ordinaire caché sous une saillie que fait le pronotum vers l'arrière ; mille huit cents espèces environ sont connues ; toutes, phytophages, criblent en général les feuilles de petites taches de piqûre, comme le fait par exemple *Stephanitis pyri,* nuisible au poirier en Europe. Appartient encore aux Cimicoidea la famille des **Joppéicidés,** constituée seulement par *Joppeicus paradoxus,* petit Hémiptère prédateur qui vit au Moyen-Orient et dont la position systématique a longtemps été une énigme. En revanche, les affinités des **Thaumastocoridés** restent incertaines ; ces étranges Hémiptères phytophages, habitant entre les feuilles de palmiers en Australie et en Amérique tropicale, appartiennent sans doute aux Cimicomorphes, mais ne se rangent nettement ni dans les Cimicoidea, ni dans les Reduvioidea.

Super-famille des Reduvioidea

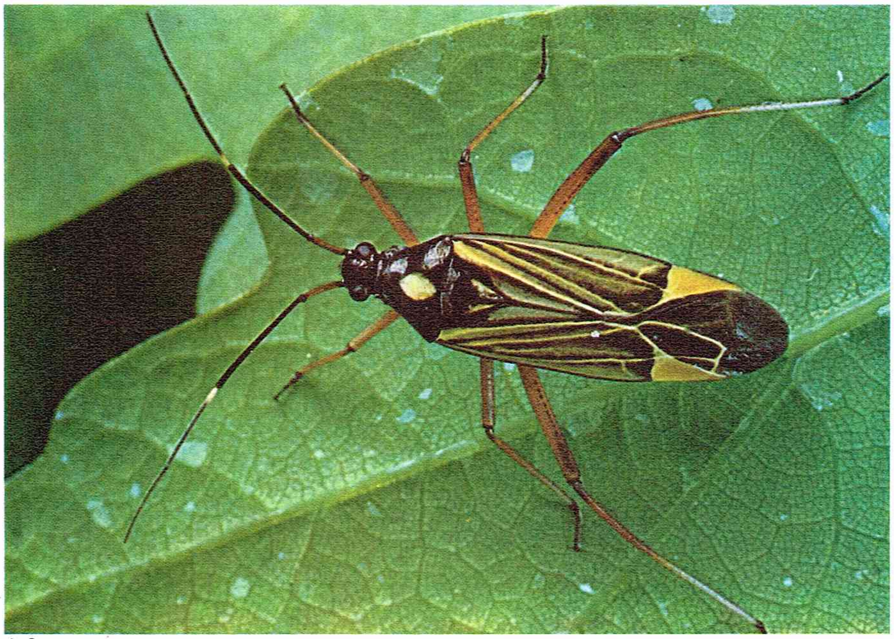
Les *Reduvioidea* montrent, eux aussi, des formes très variées. Ils se distinguent des Cimicoidea et des autres Hémiptères par des particularités anatomiques telles que : une paire de pseudo-spermathèques chez les femelles, la conformation des mésadénies chez les mâles, la présence de « glandes de Brindley » à la jonction dorsale du thorax et de l'abdomen. Ce sont en général des Hémiptères oblongs, de taille supérieure à 10 mm, pourvus d'un rostre arqué et robuste. Une seule famille est importante, celle des **Reduviidés,** représentée principalement dans les régions chaudes du monde entier par plus de cinq mille espèces décrites ; les Reduviidés, dont la diversité d'aspect est étonnante, possèdent à peu près tous une tête assez longue avec une brusque constriction derrière les yeux, un sillon stridulatoire prosternal, des pattes antérieures préhensiles ; la plupart, prédateurs, chassent à l'affût d'autres Insectes. Cependant, tous les membres de la sous-famille des *Triatominae* sont hématophages ; en Amérique tropicale, plusieurs d'entre eux piquent l'homme et lui inoculent des Flagellés pathogènes (maladie de Chagas) ; ils s'élèvent aisément au laboratoire et ont permis, *Rhodnius prolixus* surtout, d'importantes découvertes concernant l'endocrinologie et la physiologie des Insectes. Il existe en outre dans les Reduvioidea deux familles ne comptant chacune que quelques membres, tous tropicaux : les **Élasmodémidés** à corps très plat, munis de pattes épineuses, et les **Pachynomidés,** dont les fémurs antérieurs très renflés portent sur toute leur longueur de nombreuses dents alignées.

Super-famille des Aradoidea

Les *Aradoidea* se caractérisent par un corps plat ou très plat, et un tégument rugueux, en général brun uniforme. Les formes brachyptères ou aptères sont fréquentes ; les tarses sont dépourvus de pulvilles. Ces Hémiptères vivent presque tous sous l'écorce d'arbres malades ou morts et s'y nourrissent ordinairement de mycéliums. Les **Aradidés,** dont le scutellum est triangulaire, constituent la famille la plus riche en représentants : environ six cents dans le monde, une cinquantaine en Europe ; l'espèce la plus commune sous nos climats, *Aradus cinnamomeus,* contrairement aux autres, se trouve sur des pins en bonne santé, dont elle prélève la sève. Les **Aneuridés,** beaucoup moins nombreux (deux espèces en France), ont un corps mince comme une feuille et un scutellum arrondi ; ils se trouvent sous les écorces de branches mortes très humides. Connus par une dizaine d'espèces tropicales, les **Termitaphididés,** petits, dépourvus d'yeux, d'ocelles et d'ailes, semblent avoir subi une régression morphologique liée à leur vie dans les termitières.

Super-famille des Piesmatoidea

Les *Piesmatoidea,* de petits Hémiptères, rappellent les Tingidés par leur tégument dorsal régulièrement alvéolé, mais le scutellum et la membrane des hémélytres sont



J. Carayon



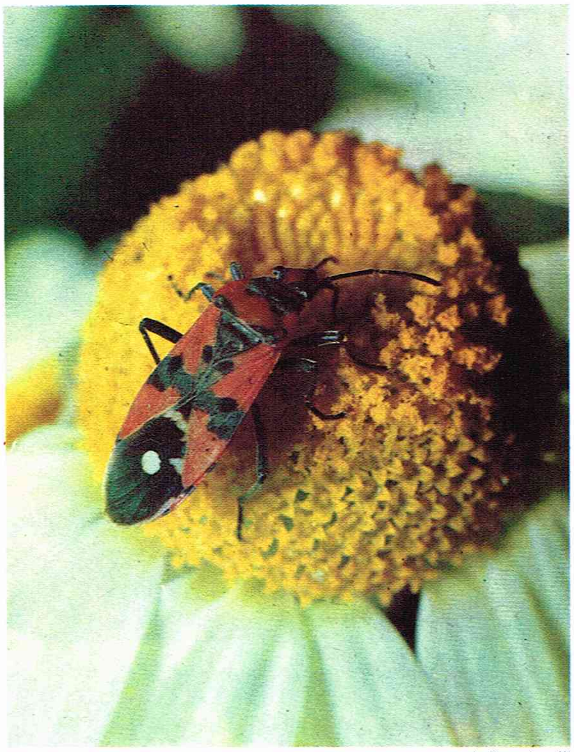
J. Carayon



I. Bucciarelli

▼ *A gauche,* **Anthocoris nemorum** *suçant une cochenille ; représentant des Anthocoridés, petites punaises prédatrices, dont les ancêtres ont donné naissance aux punaises de lit* (**Cimex**). *A droite,* **Rhinocoris iracundus** *appartient à la famille des Reduviidés.*

▶ **Lygaeus equestris** *présente, comme la plupart des Lygaeinés, des couleurs vives dites « avertissantes ».*



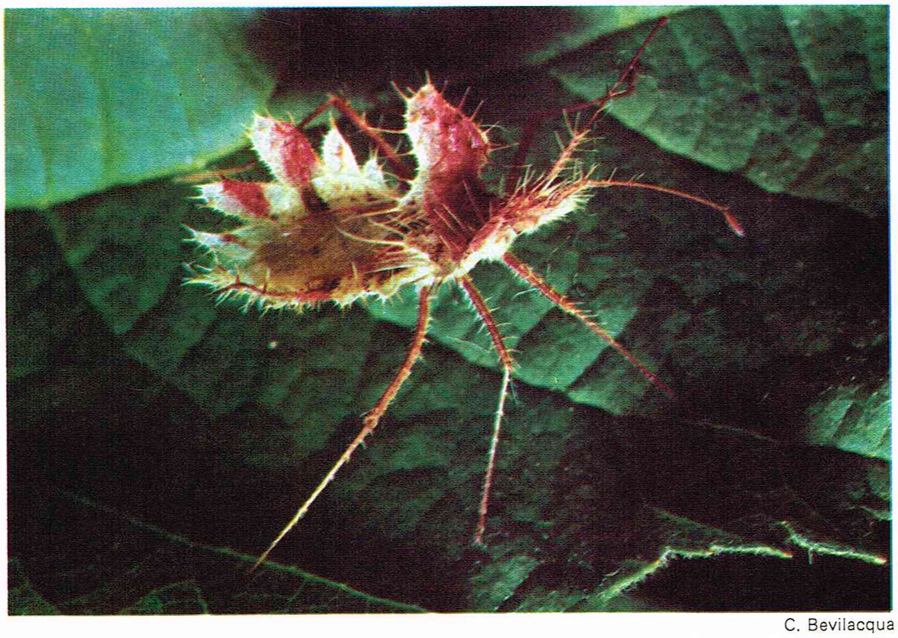
I. Bucciarelli

bien apparents ; les tarses sont pourvus de pulvilles. Une seule famille : les **Piesmatidés** comprenant environ quarante espèces, surtout paléarctiques et néarctiques, inféodées aux Chénopodiacées et aux Amaranthacées, dont l'espèce *Piesma quadratum* habite toute l'Europe, et commet d'importants dégâts en Allemagne et en Pologne où elle transmet aux betteraves une grave maladie à virus.

Super-famille des Coreoidea

Les *Coreoidea* se caractérisent par la membrane de leurs hémélytres portant bien plus de cinq nervures ; leur corps, oblong, mesure de 5 à 40 mm ; leur coloration est généralement brun clair à brun-noir ; les antennes portent quatre articles, à base bien visible dorsalement ; les pattes postérieures sont souvent renflées, épineuses ou foliacées. Représentés dans le monde entier, mais surtout nombreux en zone tropicale, les quelque deux mille Coreoidea connus sont phytophages et se nourrissent ordinairement de fruits ou de graines. Certains de ceux que l'on rencontre sur des plantes cultivées peuvent être très nuisibles, par exemple les *Leptocorisa* au riz, les *Amblypelta* et les *Pseudotheraptus* au cocotier. Les avis diffèrent quant au nombre et au rang des subdivisions de la super-famille, où l'on distingue le plus souvent quatre familles principales. Les **Coréidés,** riches en espèces aux formes très variées et souvent bizarres, dont *Phyllomorpha laciniata* donne un exemple, ont la tête beaucoup moins large que le pronotum ; leurs « ostioles » odorifiques se voient aisément sur les métapleures, caractère que l'on retrouve chez les **Alydidés,** bien distincts des Coréidés par leur corps étroit, où la tête est aussi large que le pronotum. Les **Rhopalidés,** de taille généralement inférieure à 10 mm, pourvus d'hémélytres transparents entre les nervures de la corie, n'ont pas d'ostioles odorifiques apparents sur les métapleures ; plusieurs de leurs représentants, tels *Rhopalus, Liorhyssus,* ou *Stictopleurus,* abondent en Europe sur les plantes basses des endroits secs et ensoleillés. Les **Sténocéphalidés,** par certains de leurs caractères, se montrent intermédiaires entre les Coréidés et les Lygaéidés, où quelques spécialistes les rangent ; ils sont peu nombreux ; une dizaine d'espèces, appartenant au genre *Dicranocephalus,* vivent en Europe sur les Euphorbes ; longues de 10 à 15 mm, elles sont brun foncé avec des anneaux blancs sur les antennes et sur une partie des pattes.

▼ **Phyllomorpha laciniata** *est un exemple des formes étranges que l'on rencontre dans la famille des Coréidés. Cette espèce vit normalement sur des plantes épineuses avec lesquelles elle se confond (homotypie).*



C. Bevilacqua

La famille de beaucoup la plus importante est celle des **Lygaeidés** avec près de trois mille espèces décrites de toutes les parties du monde ; variés quant à la taille, 1 à 15 mm, et à l'aspect, mais n'ayant pas une forme très élancée, les Lygaeidés sont en grande majorité phytophages. Les représentants de la sous-famille des Lygaeinés, fort communs, sont toxiques pour les Oiseaux, à cause des plantes vénéneuses dont ils se nourrissent. Ils présentent des colorations « avertissantes » rouge vif à taches noires et blanches. Beaucoup plus nombreuses sont les espèces qui passent facilement inaperçues et vivent sur le sol où elles se nourrissent de graines tombées ; quelques Lygaeidés, les membres de la sous-famille des Géocorinés surtout, sont prédateurs ; enfin les Lygaeidés tropicaux hématophages du genre *Cleradini* habitent les nids de rongeurs arboricoles. Les **Berytidés** sont faciles à distinguer des Lygaeidés par leur long corps étroit et leurs pattes filiformes dont les fémurs sont renflés à l'apex ; on en connaît une trentaine d'espèces dans la région paléarctique et trois ou quatre fois plus dans le reste du monde ; ils se déplacent lentement sur le sol, au pied des plantes. Le régime alimentaire, végétal chez la plupart des Berytides, est en partie animal chez certains. Néo-tropicaux et indo-australiens, les **Colobathristidés,** avec soixante-dix espèces environ, très élancés comme les Bérytidés, en diffèrent par leur tête large et la présence d'épines sur le scutellum. Les **Pyrrhocoridés,** riches d'environ quatre cents espèces, habitent surtout les régions chaudes, ils ont en Europe trois représentants dont le plus commun est *Pyrrhocoris apterus,* le « gendarme », très abondant sur les Malvacées et au pied des tilleuls, dont il suce les fruits ; certaines des nombreuses espèces tropicales de *Dysdercus* sont de dangereux ennemis des cotonniers. Les **Largidés,** uniquement tropicaux, très proches des Pyrrhocoridés, en diffèrent surtout par le septième sternite de leurs femelles fendu ou échancré au milieu.

Super-famille des Pentatomoidea

Les *Pentatomoidea* ont un corps trapu qui présente un contour généralement pentagonal ou losangique ; les antennes portent cinq, parfois quatre et rarement trois articles, dont le premier est en partie caché sous la tête ; le scutellum dépasse vers l'arrière le milieu de l'abdomen, et, souvent, le couvre même complètement. La très vaste super-famille des Pentatomoidea, mondialement répartie, compte plus de sept mille espèces décrites, particulièrement nombreuses dans les pays tropicaux. A la seule exception des Asopinés tous prédateurs, ils se nourrissent de plantes, beaucoup manifestant une prédilection pour les fruits et les graines qui commencent à mûrir. Parmi les espèces nuisibles, les plus importantes, citons les « punaises des blés » du genre *Eurygaster integriceps* et différents *Aelia,* principaux ennemis du blé en Afrique du Nord et au Moyen-Orient, les *Eurydema,* nuisibles en Europe aux Crucifères, notamment aux choux, *Nezara viridula,* la « punaise verte », très commune en Europe méridionale et dans une grande partie du



G.S. Giacomelli



I. Bucciarelli

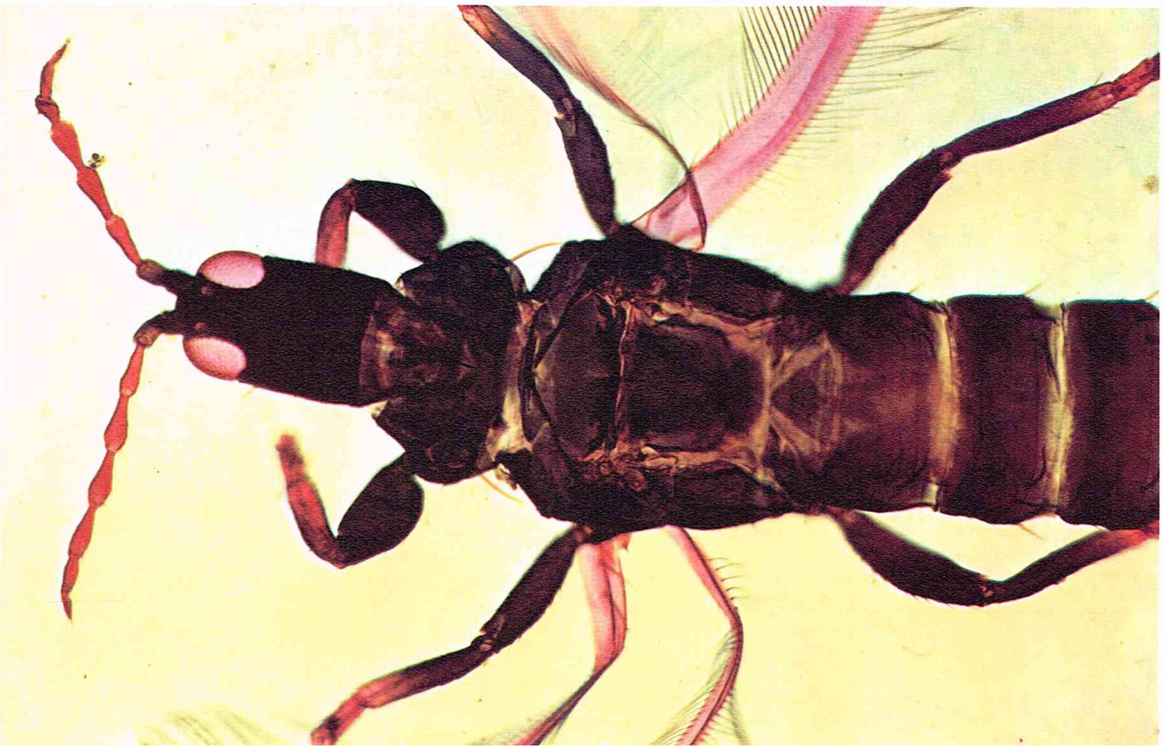
▲ *A gauche,* **Eurydema ornatum** *est la « punaise ornée du chou » auquel elle est très nuisible ainsi qu'à d'autres Crucifères; à droite,* **Dolycoris baccarum,** *autre Pentatomide très commun, principalement sur les Ombellifères.*

monde, où elle attaque haricots, tomates, cotonniers, etc., les *Antestiopsis* inféodés au caféier arabica, dont elles réduisent beaucoup la production en Afrique et à Madagascar. Cinq familles principales composent les *Pentatomoidea ;* il est commode de les répartir en deux groupes suivant le nombre des articles des tarses de leurs représentants.

Les **Pentatomidés,** dont les tarses possèdent trois articles, et dont les pattes ne portent pas d'épines nombreuses et fortes, ont un scutellum, en général triangulaire et normalement développé, mais qui parfois chez les *Scutellerinés* et les *Podopinés* couvre plus ou moins complètement l'abdomen. Ils constituent une très grande famille, presque aussi riche en espèces connues que les Miridés ; c'est parmi eux que se rangent les formes nuisibles citées plus haut, les communes « punaises des bois » du genre *Raphigaster, Palomena, Nezara, Graphosoma,* et les Asopinés prédateurs comme *Perillus bioculatus,* ennemi du doryphore, *Podisus, Zicrona*. Les **Cydnidés,** d'ordinaire bruns ou noirs, possèdent des pattes fortement épineuses, à l'aide desquelles ils fouissent les sols meubles où ils vivent presque tous en suçant la sève des racines. Une petite famille néo-tropicale, les **Phloeidés,** mérite d'être citée ici en raison de l'extraordinaire ressemblance de ses membres avec l'écorce des arbres sur lesquels ils se tiennent ; à cause de leur couleur, de leur aspect rugueux et des expansions foliacées qui entourent tout leur corps, ces Insectes sont impossibles à repérer tant qu'ils restent immobiles.

Les **Acanthosomatidés,** dont les tarses sont constitués de deux articles, ont un scutellum triangulaire n'atteignant pas l'extrémité de l'abdomen et une carène médiane le long de la face ventrale ; peu nombreux en Europe, avec huit espèces, ils se rencontrent sur les arbres et les arbustes. Les **Plataspidés,** d'un noir fréquemment taché de jaune, doivent à leur corps hémisphérique où le scutellum recouvre complètement l'abdomen, de ressembler à des coccinelles avec lesquelles même des entomologistes les ont parfois confondus ; la plupart vivent sur des Légumineuses ; bien représentée dans les régions tropicales surtout, la famille ne compte en Europe qu'une espèce, assez commune, *Coptosoma scutellatum*.

J. Carayon



◀ *Microphotographie de* **Gynaikothrips ficorum (Tubulifera),** *espèce cosmopolite, dont les piqûres provoquent l'enroulement des feuilles du* **Ficus nitida,** *arbre ornemental sur lequel on le trouve principalement.*

Ordre des Thysanoptères

Les Thysanoptères, encore appelés thrips, ou poux des bois et des champs, sont de minuscules exoptérygotes de forme allongée (peu d'entre eux dépassent 2 mm), piqueurs-suceurs, typiquement pourvus de deux paires d'étroites ailes membraneuses et frangées de longues soies. Beaucoup sont phytophages et un certain nombre occasionnent des dommages non négligeables aux cultures ; d'autres sont prédateurs.

Le *tégument,* de teintes brunes et noires le plus souvent, apparaît imprimé de microsculptures réticulées.

La *tête,* oblongue ou quadrangulaire, est franchement opisthognathe ; les antennes, assez courtes, s'insèrent, contiguës ou non, au sommet de la capsule céphalique. Les yeux muriformes, portés latéralement, sont plus importants chez les formes ailées qui présentent, seules, trois ocelles disposés en triangle sur l'épicrâne.

Mais la caractéristique principale tient dans l'asymétrie du complexe gnathal inscrite dans les sutures et sclérites faciaux comme dans les pièces buccales vulnérantes ; Reijne, Peterson, et Pesson ont montré que celles-ci sont toujours composées de trois stylets par suite de l'atrophie ou de la disparition de la mandibule droite. Les stylets sortent d'une bouche conique formée d'une partie clypéale et du labre, d'une paire de lobes maxillaires portant chacun un palpe, du labium enfin, aux attributs vestigiaux, qui s'insèrent directement contre l'occiput inférieur, sans gula intermédiaire. Contrairement aux Hémiptéroïdes (certaines cochenilles à labium court exceptées), le labre s'incurve en gouttière et guide finalement les stylets tout en étant, d'ailleurs, plus ou moins enveloppé par les paraglosses. Les stylets maxillaires, sans être de longueur excessive, s'articulent très profondément en levier sur le tentorium par l'entremise de pièces moyennes, cardos et piliers, permettant l'action des muscles protracteurs. Ils glissent sur les côtés de l'hypopharynx dont la paroi et ses reliefs leur servent de guides et se rejoignent en un tube.

L'*hypopharynx,* par sa face dorsale déprimée et liée à l'épipharynx, transforme le cibarium en une pompe grâce aux puissants muscles clypéaux qui lui sont associés. Par sa face ventrale, sillonnée, l'hypopharynx permet l'écoulement de la salive. Au moment de la prise de nourriture, le thrips oscille la tête d'avant en arrière, mouvements qui entraînent la saillie du stylet mandibulaire, lequel semble dépourvu de muscles protracteurs. Ainsi une fois l'épiderme végétal écorché, l'Insecte y applique étroitement l'extrémité du cône buccal, la pointe du stylet mandibulaire se trouve de la sorte engagée et les stylets maxillaires sont insinués dans les tissus.

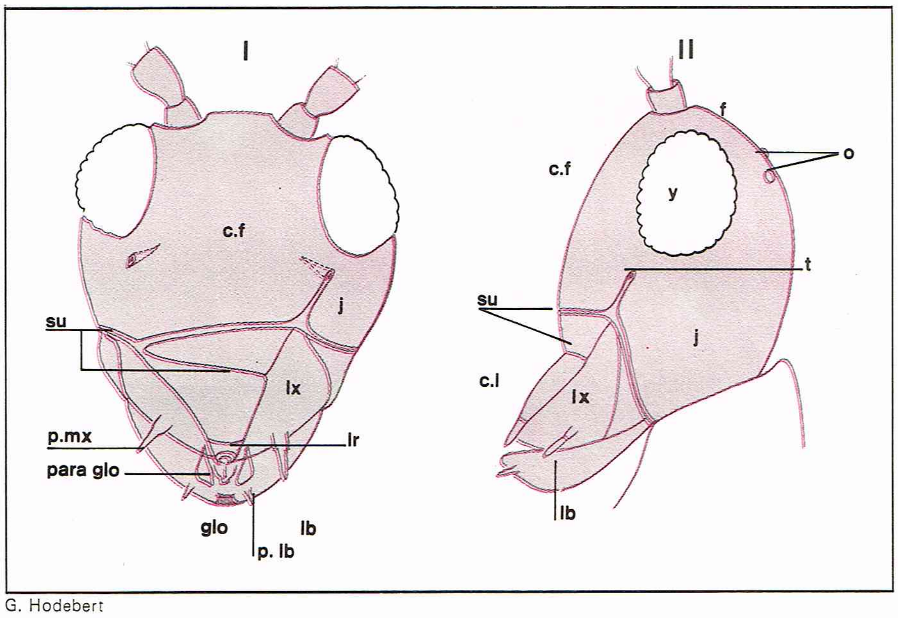
Le premier *segment thoracique* est distinct, tandis que les deux suivants sont réunis en un ptérothorax portant les ailes et deux paires de stigmates. Les pattes, aux tarses bimères, se terminent par un arolium très développé, propre à l'ordre, et à la base duquel sont implantées les griffes du prétarse. Les ailes, en général frangées, plus denses et plus longues sur leur bord postérieur, peuvent être réduites ou nulles ; ce dernier cas apparaît accompagné d'autres régressions : atrophie des yeux, des antennes et des palpes maxillaires, absence d'ocelles ; souvent aussi, la teinte est différente. Tous ces caractères s'observent en relation ou non avec les sexes, mâles et femelles pouvant se présenter sous les formes ailée ou aptère, comme chez *Trichothrips pedicularis,* ou bien se manifester sous l'influence de conditions externes ; ainsi, selon Hood, *Haplothrips flavipes,* qui est normalement brachyptère, produit des individus macroptères si le milieu devient défavorable.

Le port des ailes au repos permet de distinguer d'emblée les deux sous-ordres de Thysanoptères : les *Terebrantia* qui les placent parallèlement sur le dos et les *Tubulifera* qui les portent croisées. Mais les deux groupes tiennent leurs caractéristiques fondamentales dans la conformation de l'apex abdominal.

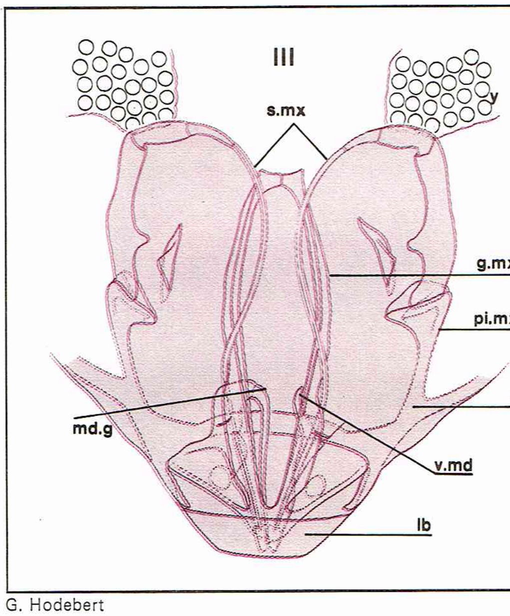
L'*abdomen* des thrips, qui comprend onze segments avec seulement deux paires de stigmates situées sur le premier et le huitième segment, peut en effet présenter deux types de *terminalia :* hémiptéroïde ou non reconnaissable comme tel. Les Térébrants femelles, en outre, se différencient aisément par la présence d'un ovipositeur en forme de tarière, composé de quatre gonapophyses très comparables à celles des cicadelles, d'implantation identique (urites VIII et IX), et entre lesquelles débouche le tractus reproducteur. Chez les mâles l'urosternite IX, renflé, abrite l'organe copulateur tandis que l'orifice génital s'ouvre entre ce segment et l'urite X. Pour les Tubulifères, la distinction est moins aisée : les femelles n'ont pas de tarière et l'apex abdominal est tubulaire dans les deux sexes avec le pore génital situé pareillement entre les sternites IX et X. Cependant, le sternite VIII de la femelle apparaît scindé en quatre parties, la dernière, repliable, faisant office de volet protecteur pour la vulve, tandis que chez le mâle, la base du tube ou urite X est échancrée à sa face inférieure.

Dans les deux groupes, la reproduction est généralement bisexuée, le mâle chevauchant la femelle lors de l'accouplement ; celui-ci n'excède pas quelques minutes. Pussard-Radulesco a fait connaître le cas curieux et très peu fréquent dans la nature présenté par *Limothrips denticornis,* espèce nuisible aux céréales, dont les mâles s'apparient normalement avec les femelles encore au stade pré-imaginal, et les fécondent. Toutefois la parthénogenèse n'est pas rare ; thélytoque constante comme pour l'*Heliotrips haemorrhoidalis* qui vit dans les serres et dont les mâles sont inconnus, ou pour le *Taeniothrips inconsequens* américain très nuisible au poirier ; thélytoque géographique chez *Aptinothrips rufus* qui n'apparaît bisexué qu'en certaines régions d'Europe mais avec un sex-ratio extrêmement bas : un mâle pour cent cinquante femelles en Écosse, un mâle pour trois mille femelles en France ; arrhénotoque et du type Hyménoptère ainsi que

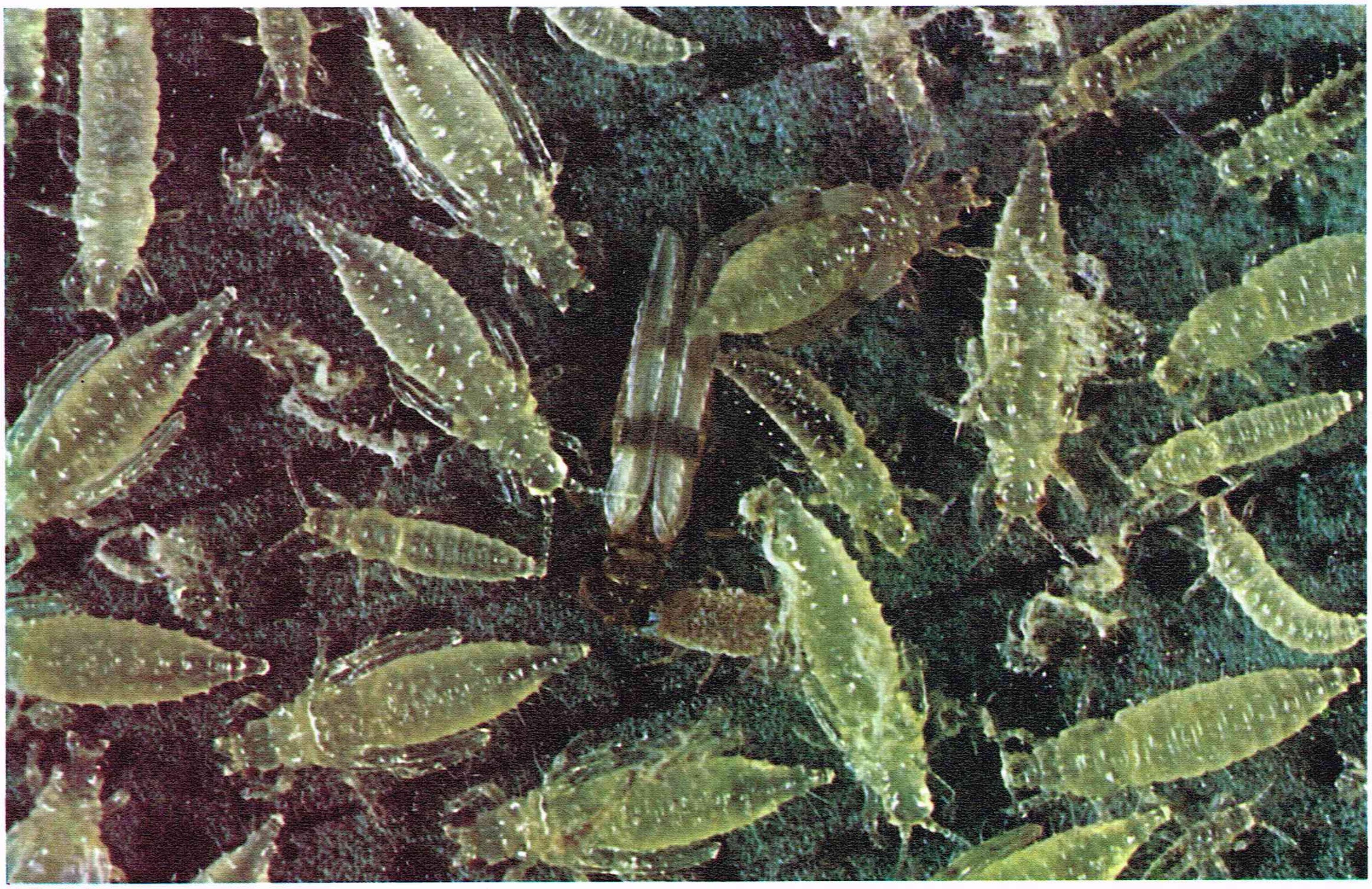
▼ ***Représentation schématique, à gauche, de la tête de* Selenothrips *: I, montrant la dissymétrie faciale, II, de profil ; à droite, III, cône buccal d'un* Cephalothrips *en vue ventrale et par transparence : c.f, clypéo-front ; c. l, clypéo-labre ; f, front ; glo, glosse ; g. mx, guide maxillaire (hypopharynx) ; j. joue ; lb, labium ; lr, labre ; lx, lobe maxillaire ; md. g, mandibule gauche ; o, ocelles ; para. glo, paraglosse ; pi. mx, pilier maxillaire ; p. lb, palpe labial ; p. mx, palpe maxillaire ; s. mx, stylets maxillaires ; su, sutures clypéales transverses ; t, tentorium ; v. md, mandibule droite (vestige) ; y, yeux (d'après Reijne, Peterson et Passon).***



G. Hodebert



G. Hodebert



M. Boulard

▲ ***Larves, nymphes et imago femelle (long de 1,5 mm) de* Parthenothrips dracaenae *(Térébrant), espèce cosmopolite très commune et nuisible dans les serres.***

l'a démontré Shull chez *Haplothrips verbasci* dont les femelles, une fois fécondées, pondent un certain nombre d'œufs non inséminés qui évolueront en mâles. Il en est de même pour *Liothrips oleae,* l'un et l'autre étant des Tubulifères.

Les femelles térébrantes insèrent leurs œufs dans les tissus des tiges ou des feuilles tandis que les femelles tubulifères déposent simplement les leurs sur des substrats divers, certaines choisissant des galeries béantes laissées par des Coléoptères, d'autres, comme *Liothrips* et *Aleurodothrips,* préférant les boucliers de cochenilles. Les œufs sont microscopiques, à chorion mince et lisse pour les premières, épais et gaufré pour les secondes. Bournier a signalé des cas d'ovoviviparité chez les Tubulifères du genre *Caudothrips buffai*. Le développement post-embryonnaire des thrips est également digne d'intérêt, car il offre à la fois des caractères de pauro- et d'holométaboles. Les jeunes des stades I et II sont en effet fort semblables aux adultes alors que la fin du développement est marquée par une phase d'inactivité et d'inanition, avec atrophie des antennes et des pièces buccales, et éventuellement formation d'un cocon léger ou d'un abri; c'est le cas chez *Odontothrips loti*. Ce processus est très comparable à une phase pupale. Au contraire des Tubulifères, les Térébrants ont des jeunes à antennes annelées de microtriches; ils ne connaissent qu'un seul stade nymphal pendant lequel les antennes sont rejetées dorsalement en arrière, tandis que les Tubulifères passent par deux stades nymphaux portant les antennes sur les côtés.

Sous-ordre des Terebrantia

Les Térébrants se répartissent, selon Priesner, en quatre familles dont trois principales. Les **Aeolothripidae,** caractérisés par une tarière à concavité dorsale et des ailes arrondies au sommet, comprennent des formes prédatrices de pucerons et d'autres Thysanoptères : les *Aelothrips* et *Melanthrips,* communs sur les fleurs du printemps à l'été, peuvent être cités en exemple.

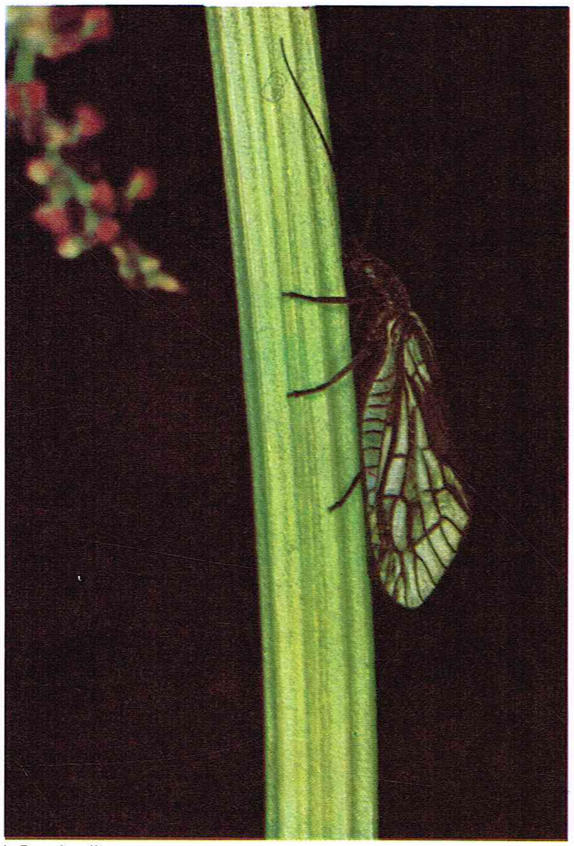
Les **Thripidae** se distinguent par une tarière ventralement concave, des ailes étroites et aiguës à l'apex. Tous sont phytophages; les floricoles peuvent jouer un rôle positif, pollinisateur, tels *Frankliniella tritici* sur de nombreuses plantes, *Taeniothrips ericae* sur la bruyère, ou négatif, stérilisateur, tels *Odontothrips confusus* et *Thrips flavus* qui piquent les fleurs de luzerne, interrompant la formation du pistil. Certains herbicoles et arboricoles s'avèrent nuisibles, ainsi, *Thrips tabaci,* vecteur de la virose bronzée des tomates, les *Heliothrips* et *Diartrothrips coffeae* qui, à l'état juvénile, ont la curieuse habitude d'accumuler et de transporter sur l'apex abdominal, alors relevé, une gouttelette d'excrément noirâtre maintenue à l'aide des soies circumanales. Devenue trop grosse, cette goutte est déposée par abaissement de l'abdomen jusqu'à ce qu'elle touche la feuille et s'y colle.

Les **Merothripidae,** uniquement représentés par le genre relicte *Merothrips* connu de l'ambre de la Baltique et existant actuellement dans la faune néo-tropicale, méritent d'être cités : les *Merothrips* possèdent un ovipositeur réduit et des caractères tubulimorphes concernant les antennes, le pronotum et les ailes.

Sous-ordre des Tubulifera

Les Tubulifères ne comprennent qu'une seule famille, celle des **Phloeothripidae,** qui réunit des Thysanoptères de bionomies fort diverses. Certains vivent en prédateurs d'autres thrips, les genres *Phloeothrips* et *Tricothrips,* par exemple, ou d'Homoptères Sternorhynches, tels les *Aleurodothrips;* beaucoup sont phytophages, ainsi *Haplothrips tritici,* l'un des agents de la moucheture du blé, quelques espèces propres à l'Australie sont cécidogènes : *Neoceccidothrips bursariae, Eugynothrips smilacis* et *Gynaikothrips australis,* ce dernier se fixant sur le figuier; un bon nombre enfin tirent leur nourriture d'Algues ou de spores; ils comptent dans leurs rangs les géants du groupe : *Megathrips, Bacillothrips, Titanothrips, Macrothrips* dont quelques-uns dépassent le centimètre (faunes tropicales).

▶ *A gauche, un exemplaire de* Sialis *adulte ; à droite,* Palpares libelluloides, *Névroptère Myrméléontidé dont les ailes diaprées présentent une nervation délicate.*



I. Bucciarelli



G.S. Giacomelli

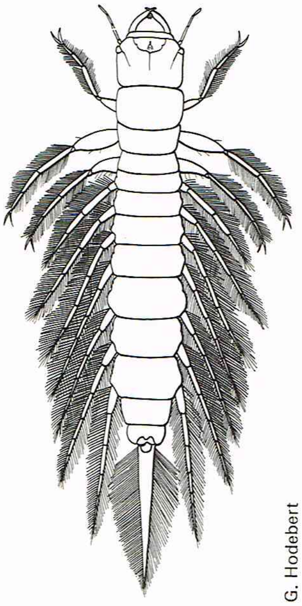
Division des Holométaboles

Les larves des Insectes Holométaboles présentent beaucoup de différences avec les adultes (elles sont toujours aptères).

Super-ordre des Névroptéroïdes

Il s'agit là des Holométaboles qui ont conservé le plus grand nombre de caractères primitifs ; les ailes notamment présentent une nervation archaïque avec de nombreuses nervures transverses dont beaucoup sont disposées parallèlement, le long du bord costal.

▼ *Représentation schématique de la larve de* Sialis lutaria.



G. Hodebert

Ordre des Mégaloptères

Les Mégaloptères sont des Insectes de grande ou moyenne dimension, holométaboles, fréquentant surtout les régions de climat tempéré. Sous les Tropiques, ils peuvent atteindre de très grandes tailles. Les larves sont aquatiques alors que les imagos mènent une vie terrestre. On en connaît actuellement environ trois cents espèces.

La *tête* est prognathe, et les mandibules, bien développées, peuvent être hypertrophiées chez certaines espèces exotiques. Les antennes sont longues, sétiformes, pluriarticulées, et comptent jusqu'à quarante articles. Les yeux composés sont bien développés, trois ocelles, quand ils sont présents, leur sont adjoints.

Le *thorax* présente un pronotum important, rectangulaire ; le méso- et le métathorax sont munis de deux paires d'ailes membraneuses, repliées en toit sur le corps, (Néoptères) et qui sont beaucoup plus longues que l'abdomen. Les ailes antérieures et postérieures sont rendues solidaires les unes des autres par un système de couplage rudimentaire, du type Jugate.

L'*abdomen,* constitué de dix articles visibles, est terminé par des cerques, réduits chez la femelle. Le mâle présente une plaque sous-génitale dérivant du neuvième sternite, sur laquelle s'articulent les gonopodes. Le pénis a une position dorsale. Les orifices génitaux de la femelle s'ouvrent entre le neuvième et le dixième sternite. L'anatomie interne ne présente pas de grandes particularités. Le tube digestif possède six à huit tubes de Malpighi. Les organes génitaux mâles sont constitués de deux testicules, comptant chacun six follicules ; les canaux déférents aboutissent à une vésicule séminale complexe sécrétant le spermatophore. Chez les femelles, les ovaires sont composés d'ovarioles méroïstiques. L'orifice de copulation et l'orifice de ponte sont séparés.

La *larve,* de type campodéiforme, présente une tête prognathe armée de puissantes mandibules, les antennes sont courtes. Le segment prothoracique est plus important que les deux autres. L'abdomen est formé de dix segments, dont les sept premiers sont munis, chez la larve de *Sialis,* d'appendices branchiaux pluriarticulés, garnis de poils. Le dixième segment est terminé par une sorte d'éperon.

Reproduction. L'accouplement a lieu sur les plantes proches de l'eau, les deux partenaires placés côte à côte, le mâle recourbant très fort l'abdomen vers la femelle. Le mâle dépose dans la bourse copulatrice de la femelle un spermatophore qu'elle déchirera avec ses mandibules une fois la copulation terminée, libérant ainsi les spermatozoïdes.

Les œufs sont pondus, côte à côte, en grand nombre, jusqu'à trois mille, et forment des masses compactes sur les feuilles des plantes bordant l'eau. La jeune larve éclôt au bout de deux à quatre semaines grâce à un ovirupteur qu'elle porte sur la tête et qui lui permet de déchirer le chorion. Les larves sont très carnivores ; elles se nourrissent de *Tubifex,* de larves de Chironomidés, etc. Chez les *Sialis,* Mégaloptères communs en France, le développement larvaire s'étale sur deux ans. Pendant la première année, la larve va effectuer sept mues et trois l'année suivante. Au printemps, elle quitte l'eau, creuse une logette en terre où s'effectuera la nymphose. La vie nymphale dure peu de temps, une semaine environ. Au bout de ce laps de temps, la mue imaginale s'effectue.

Par leur abondance, leur rusticité et leur facilité d'élevage, les *Sialis* se sont révélés un matériel de choix pour les études de laboratoire. Le développement embryonnaire a été très étudié sur les œufs et l'endocrinologie sur les larves.

L'ordre des Mégaloptères est divisé en deux familles.

Les **Sialidés,** de taille moyenne, n'ont pas d'ocelle ; ils sont représentés en France surtout par l'espèce *Sialis lutaria* qui est fort commune.

Les **Corydalidés** peuvent atteindre de grandes tailles, et portent toujours trois ocelles. Chez certains du

genre *Corydalus* (néo-tropical) les mâles présentent un hyperdéveloppement des mandibules. Il n'existe aucun représentant européen.

Ordre des Raphidioptères

Ce sont des Insectes Névroptéroïdes, volant peu, de petite taille, n'atteignant que 10 à 20 mm de long, et 10 à 40 mm d'envergure.

La *tête* de l'imago est prognathe, aplatie dorsoventralement, allongée et rétrécie en arrière. Les pièces buccales sont du type broyeur. Les yeux sont très latéraux et saillants. Les ocelles peuvent être présents, ou non comme chez *Inocellia*. Les antennes sont courtes mais constituées de nombreux petits articles.

Le *thorax* se compose d'un prothorax très allongé en une sorte de cou constitué par le pronotum qui entoure presque complètement le prosternum. Le méso- et le métathorax portent chacun une paire d'ailes couplées et munies d'un ptérostigma.

L'*abdomen* comprend dix segments. Chez le mâle, le neuvième segment possède un tergite très développé ventralement et un sternite étroit muni de deux gonopodes larges et plats. La femelle possède un ovipositeur au niveau du neuvième segment abdominal, constitué par deux valves. L'orifice de ponte et l'orifice de copulation sont séparés.

La *larve* ressemble à une larve de Planipennes, à tête subrectangulaire, aux yeux réduits à quelques stemmates, entre quatre et sept, et aux antennes courtes ne possédant que trois articles. L'abdomen est composé de dix segments et présente, sortant de l'anus, un organe de fixation appelé bourrelet exsertile. Le développement larvaire ne comprendrait que trois ou quatre stades. La larve effectue sa dernière mue avant l'hiver et passe la mauvaise saison sous la forme de nymphe, mais cet aspect est variable suivant les espèces. La mue imaginale s'effectue aux premiers beaux jours. Les imagos se tiennent sur les arbres, dans les forêts. Ils chassent à vue. On rencontre fréquemment larves et adultes ensemble. D'après certains auteurs, ils seraient prédateurs, mais semblent préférer les Insectes morts.

L'accouplement a lieu suivant un mode particulier. Le mâle s'accroche par ses gonopodes et ses organes génitaux à l'extrémité abdominale de la femelle et se laisse pendre en arrière, la face ventrale en l'air, la femelle étant posée sur un support. L'accouplement terminé, le mâle se libère et la femelle va déposer ses œufs, dans les anfractuosités des écorces des arbres.

Les Raphidioptères sont des Insectes principalement holoarctiques dont une seule espèce chilienne est connue. Une seule famille les représente, les Raphidiidés divisés en deux sous-familles : Raphidiinés qui se caractérisent par la présence de trois ocelles ; et les Inocelliinés qui, eux, ne possèdent pas d'ocelles.

Ordre des Névroptères ou Planipennes

Ces Insectes holométaboles sont parmi les plus primitifs des Endoptérygotes. Leur taille varie de quelques millimètres à une quinzaine de centimètres d'envergure. Ils sont en général de coloration assez terne bien que certaines espèces exotiques soient très vivement colorées. Le dimorphisme sexuel est en général peu marqué. Les adultes, et presque toutes leurs larves, mènent une vie terrestre.

La *tête* de l'Insecte adulte est généralement transverse, hypognathe, les pièces buccales, simples, sont du type broyeur. Les yeux composés sont de grande taille, fortement convexes, les ocelles sont généralement absents. Les antennes pluriarticulées sont de forme et de longueur variables et peuvent être terminées en massue, c'est le cas des Ascalaphidés.

Le *prothorax,* mobile, peut être très court et transverse (Ascalaphidés) ou au contraire très long et étroit (Mantispidés). Méso- et métathorax, bien développés, portent deux paires d'ailes homonomes d'égale longueur, sauf chez les Némoptéridés où les ailes postérieures sont longues et étroites. Elles sont caractérisées par un grand nombre de nervures formant un réticule très dense. Au repos, elles sont repliées en toit au-dessus de l'abdomen. Que les ailes antérieures et postérieures soient couplées ou non, leur système d'accrochage reste pratiquement



J. Carayon

▲ **Raphidia sp.** ***se nourrissant de pucerons.***

inefficace. Le tarse des pattes est terminé par deux griffes et un arolium.

L'*abdomen* ne présente pas de particularité très notable en dehors d'un appareil de stridulation chez les Chrysopidés. Il existe aussi un appareil récepteur des sons situé à la base de l'aile antérieure. L'appareil de copulation est de conformation très variable suivant les espèces.

Les Planipennes possèdent de nombreuses *glandes tégumentaires* dont certaines produisent de la cire donnant à l'Animal un aspect pruineux ; d'autres, réparties sur des vésicules exsertiles, surtout chez les mâles, doivent jouer un rôle dans le rapprochement des sexes. Le *tube digestif* n'a rien que de très banal ; il est généralement muni de huit tubes de Malpighi.

L'*appareil reproducteur* mâle est formé de deux testicules comprenant chacun cinq à dix follicules, les canaux déférents débouchant dans une glande séminale, suivie du canal éjaculateur pénétrant dans le « pénis ». Chez les femelles, les ovaires sont composés d'ovarioles méroïstiques, les oviductes se réunissent en un conduit



M. Boulard

▲ *Larve d'Ascalaphidé à l'affût, pièces buccales largement écartées.*

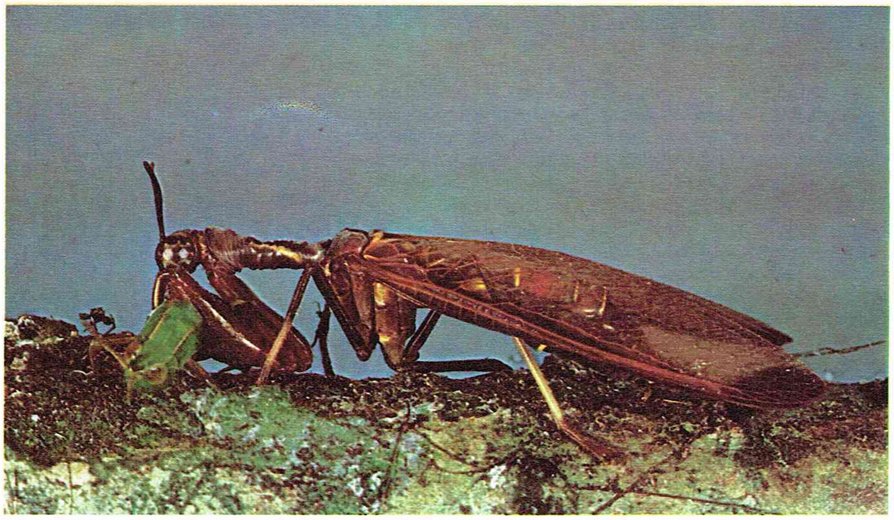
▶ *Page ci-contre, ascalaphe en position de sommeil (Ascalaphidé).*

▼ *Mantispidé dévorant un petit Orthoptère. Tous les représentants de cette famille possèdent des pattes antérieures ravisseuses comme les mantes.*

commun débouchant dans le vestibule génital. Il existe aussi chez la femelle une bourse copulatrice, une glande accessoire et un réceptacle séminal. Les Névroptères sont digamétiques, du type *Lygaeus,* avec deux chromosomes sexuels XY pour le mâle et XX pour la femelle. Les œufs sont munis d'un ou deux micropyles permettant le passage des spermatozoïdes au travers du chorion pour la fécondation.

La *larve* sort de l'œuf grâce à un ovirupteur situé au niveau céphalique, produit d'une différenciation des enveloppes embryonnaires; il agit à la manière d'une scie, sous l'influence de contractions abdominales faisant affluer le sang de façon rythmique dans la tête. Morphologiquement, les larves sont fort différentes de l'adulte et leur développement s'effectue généralement en trois stades. Les caractéristiques essentielles des larves de Planipennes résultent de leur adaptation à la capture des proies et à l'ingestion d'une nourriture presque exclusivement liquide. Les pièces buccales sont transformées en un appareil de préhension et d'absorption. Les maxilles ne présentent pas de palpe et sont sensiblement de même longueur que les mandibules. Toutes deux sont en général très développées, longues, et étroitement coaptées, ménageant entre elles un canal : le canal alimentaire. A la base de la maxille se trouve une glande à venin, prolongée dans la maxille et jusqu'à son extrémité par un canal venimeux. A la façon d'un « bouton-pression », un système dérivant de l'hypopharynx et de l'épipharynx ferme la « bouche ». Le cibarium, qui communique latéralement avec les canaux alimentaires, est muni de puissants muscles formant pompe alimentaire. Il existe d'autres glandes, les maxillo-mandibulaires dont la sécrétion contiendrait des enzymes protéolytiques assurant une prédigestion externe.

J. Carayon



Le fonctionnement de cet appareil peut être décomposé schématiquement de la façon suivante : — premier temps : capture de la proie et injection de venin; — deuxième temps : injection des sécrétions provenant des glandes maxillo-mandibulaires; — troisième temps : digestion externe; — quatrième temps : absorption des aliments liquéfiés grâce à la pompe alimentaire.

L'intestin moyen est clos; il est relié à l'intestin postérieur par un fin cordon cellulaire aveugle (il ne permet pas le transit alimentaire), si bien que l'extrémité postérieure de l'intestin moyen est dilatée en un ventricule chylifique où s'accumulent les excréments solides. L'élimination se fait surtout par les tubes de Malpighi (huit au maximum) qui s'insèrent au début de l'intestin postérieur et dont la partie distale est englobée dans un organe piriforme *(cryptonéphridisme),* formé par un repli de la paroi rectale. C'est à ce niveau que se fait la réabsorption de l'eau. L'importance de ce cryptonéphridisme est en relation directe avec l'écologie de l'Animal; cette importance décroît avec l'augmentation de l'humidité relative du milieu et il est même inexistant chez certaines larves aquatiques. A la fin de la vie larvaire, les tubes de Malpighi acquièrent une nouvelle fonction, ils se tranforment en glandes séricigènes et élaborent la soie destinée à construire le cocon. On distingue alors deux régions dans les tubes de Malpighi : l'une, distale, mince, à fonction excrétrice, l'autre, basale, devenant volumineuse, caractérisée par une augmentation du volume cellulaire et l'apparition de noyaux géants polylobés, caractéristiques des glandes séricigènes. La soie produite se déverse dans l'intestin postérieur, s'accumule dans l'ampoule rectale et est émise en général par l'anus lors de la construction du cocon. Chez les Myrméléontidés, les deux derniers segments abdominaux sont différenciés en une filière mince, tubulaire et protractile, s'évaginant lors du filage du cocon; celui-ci est composé de deux couches, l'une, externe, grossière, à laquelle sont fréquemment incorporés des débris végétaux, et une autre plus interne, de structure beaucoup plus fine.

Certains groupes présentent des particularités :

Les *Sisyridés* ont des larves aquatiques dont la particularité est de vivre sur les Éponges d'eau douce qui leur servent à la fois d'abri et de nourriture. Les stylets maxillo-mandibulaires sont du type piqueur droit (premier type). La respiration est assurée par des trachéo-branchies abdominales. Pour se nymphoser, la larve quitte l'eau et tisse son cocon sur les plantes avoisinantes.

Les *Neurorthidés* présentent aussi une espèce ayant une larve aquatique, *Neurorthus fallax,* localisée à la Corse et à la Sardaigne; elle vit dans l'eau des torrents de montagne. La larve est caractérisée par un prothorax long et grêle. La respiration est assurée par la totalité de la surface des téguments. Il n'existe pas de trachéo-branchies.

Les *Mantispidés* de par leur aspect diffèrent beaucoup des autres Planipennes. Ils sont caractérisés par un allongement parfois très important du prothorax et par des pattes antérieures ravisseuses tout à fait comparables à celles des mantes. Les œufs sont pondus au bout d'un fin pédoncule. Les jeunes larves sont agiles, de type campodéiforme, et sont prédatrices. A la fin du premier stade, elles pénètrent dans le nid d'une araignée où elles effectueront leur mue pour donner naissance à une larve ressemblant à un asticot qui se nourrit des œufs de son hôte. On assiste ici à une véritable hyper-métamorphose, la larve se métamorphose sur place.

Les *Chrysopidés* sont des Insectes très communs. Ce sont les chrysopes que l'on rencontre dans les jardins au printemps ou à l'automne, et que la lumière attire. Les femelles pondent leurs œufs sur les plantes, à l'extrémité d'un fin pédoncule. Les larves dévorent quantité de pucerons et, pour se « camoufler », s'accrochent fréquemment sur le dos les dépouilles de leurs victimes, maintenues en place par des soies crochues.

Les *Ascalaphidés* sont de très jolis Insectes aux longues antennes que l'on rencontre volant au-dessus des prairies de montagne, ou posés sur les chaumes de Graminées. Les mâles effectuent en vol une courte parade nuptiale, et attrapent la femelle à l'aide de leur pince abdominale. L'accouplement, bref, a lieu au sol. Les larves ont des crochets courbes du type préhensile (deuxième type), elles sont terrestres et chassent à l'affût, mandibules écartées.

M. Boulard



Les *Myrméléontidés* figurent parmi les plus grands de l'ordre et certaines espèces tropicales sont très vivement colorées. Leur vol est lent, irrégulier et peu soutenu. Le développement larvaire peut être long, étalé sur trois années. Certaines larves de fourmilions construisent dans le sable des pièges en entonnoir au fond desquels elles se tiennent tapies en attendant qu'une proie tombe dedans. Elles progressent dans le sable à reculons et construisent leur piège en commençant par le cercle extérieur, et en rejetant le sable par pelletées, grâce à leur tête aplatie. Le fourmilion est renseigné sur la présence d'une proie par les vibrations transmises dans le sable jusqu'à quatre touffes de soies sensorielles situées sur le thorax. Dans l'entonnoir existe un angle mort de 70 à 80° situé face à l'Animal et dans lequel la larve ne peut détecter la présence d'une proie.

La classification des Planipennes est principalement fondée sur la nervation alaire et la structure de la tête des larves du dernier stade. On distingue classiquement quatre sous-ordres.

Les *Coniopterigoidea* sont très petits et pruinescents. Les larves portent des pièces buccales en forme de stylets. On dénombre une seule famille, les Conioptérigidés.

Les *Osmyloidea* sont caractérisés par leurs larves à stylets droits du type perforant. Ils comprennent les Dilaridés, les Bérothidés, les Sisyridés dont les larves sont aquatiques, les Osmylidés dont l'imago a un aspect de chrysope avec trois ocelles, les Myodactylidés exclusivement australiens, les Mantispidés et les Polystoechotidés.

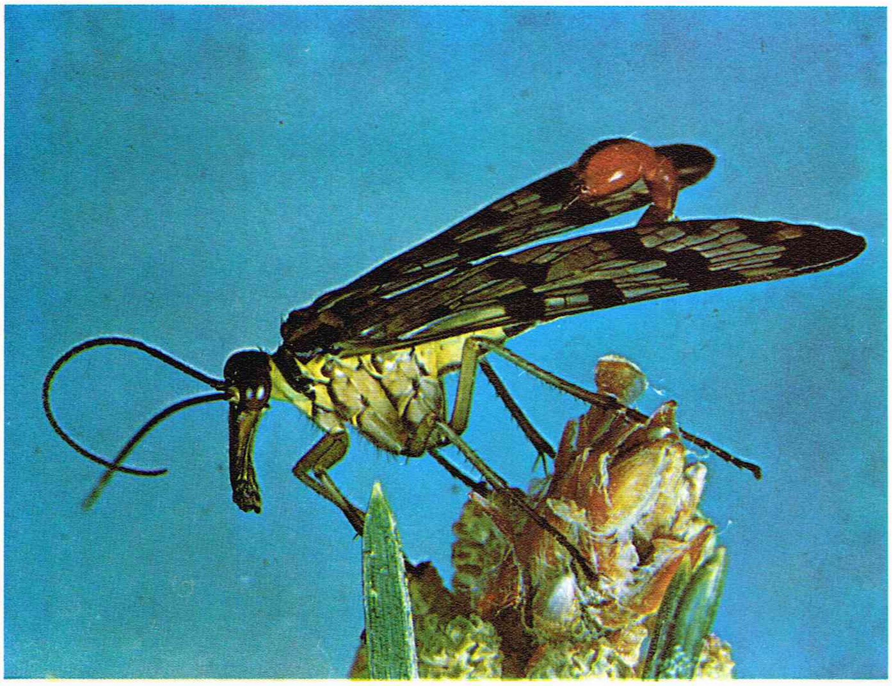
Les *Hemeroboidea* ont des larves possédant des stylets maxillo-mandibulaires, courbes et préhensiles, mais très courts. On distingue trois familles, Psychopsidés, Chrysopidés, et Hémérobiidés, que certains auteurs élèvent au rang de sous-ordre.

Les *Myrmeleontoidea* forment le groupe le plus homogène, les larves ont des crochets du premier type. Elles sont larges et aplaties. Aucune n'est aquatique. Les Némoptéridés sont très remarquables par leur larve à très long cou, au prothorax très développé, et leurs imagos aux ailes postérieures transformées en une languette longue et étroite. Ils comprennent aussi les Ascalaphidés, les Myrméléontidés et les Nymphidés, tous australiens.

Super-ordre des Mécoptéroïdes

Rappelons que le petit ordre des Mécoptères semble avoir constitué un « centre » à partir duquel se sont diversifiés plusieurs ordres qui, incontestablement parents, forment le super-ordre des Mécoptéroïdes encore appelé « complexe panorpoïde ». Les caractères restés communs à tous ces Insectes sont cependant peu nombreux et apparemment secondaires : stipes des maxilles transversalement divisés, présence d'un « méron » aux hanches moyennes et postérieures, et tendance des pièces buccales à l'allongement avec passage du type broyeur au type piqueur et au type lécheur.

▼ **Panorpa communis** *mâle (Panorpidé) ou « mouche scorpion ».*



J. Carayon

Ordre des Mécoptères

L'ordre de ces Insectes est principalement représenté par les panorpes ; il comprend environ trois cents espèces de dimension moyenne et d'aspect peu commun. Les adultes poursuivent une vie terrestre et volent pendant le jour ; ils préfèrent les lieux humides et ombragés. Parmi les formes larvaires, aucune n'est aquatique.

Chez les adultes, la *tête* est prognathe et se prolonge en un rostre, caractéristique, formation à laquelle participent principalement le *clypeus,* excessivement développé, et la portion ventrale des joues. L'appareil buccal est conformé différemment selon les familles. Dans certains cas, il est du type broyeur, dans d'autres cas, il est modifié de façon à piquer les proies, dans d'autres cas encore, il apparaît notablement réduit. Sur la tête s'insèrent les antennes pluriarticulées, de longueur variable suivant les espèces, mais toujours fines. Les yeux sont bien développés et les trois ocelles sont normalement présents.

Le *méso-* et le *métathorax* portent deux paires d'ailes membraneuses à peu près égales ; leur nervation est peu importante. Dans certains groupes, les ailes sont atrophiées et non fonctionnelles. Chez les Mécoptères comme les Névroptères, il existe un système de couplage des ailes tel que l'aile postérieure est solidaire de l'antérieure. Il est constitué de soies épaisses s'imbriquant solidement. Chaque segment thoracique porte ventralement une paire de pattes de structure normale.

L'*abdomen* est constitué de dix segments aisément reconnaissables, dont l'extrémité chez les mâles est très remarquable. Chez les panorpes, les septième et huitième segments se recourbent vers le haut, ce qui leur a valu l'appellation de « mouche scorpion ». Très développés, les gonocoxites, qui portent de grands gonostyles formés en une puissante pince, donnent au neuvième segment un aspect bulbeux. Chez la femelle, l'abdomen est très rétréci, en arrière du neuvième segment dans lequel s'ouvre la chambre génitale.

L'*appareil digestif* présente quelques particularités spéciales au groupe. A la base de l'hypopharynx débouche le canal salivaire, muni d'une pompe, provenant des glandes salivaires énormément développées chez le mâle, alors qu'elles sont très réduites chez la femelle.

L'*appareil excréteur* est formé de six tubes de Malpighi.

Le *système nerveux* central est formé de trois ganglions thoraciques et d'un nombre de ganglions abdominaux variant de six à huit, non seulement d'une espèce à l'autre, mais également au sein d'une même espèce. Les organes des sens sont représentés par des soies sensorielles dont la distribution est variable.

L'*appareil respiratoire* est composé de deux paires de stigmates thoraciques et de sept ou huit paires de stigmates abdominaux.

Les *organes reproducteurs,* mâles, sont formés de deux testicules subdivisés en trois follicules. Des testicules partent deux canaux déférents qui débouchent dans deux vésicules séminales pourvues chacune d'une glande accessoire. Des vésicules partent deux canaux éjaculateurs qui se rejoignent dans un sac éjaculateur où conflue le produit de deux glandes accessoires. Chez les panorpes, qui ne possèdent pas de pénis différencié, il communique avec un organe poussant le sperme dans les voies femelles : la pompe spermatique, constituée d'un piston sclérifié mû par deux paires de muscles antagonistes, composés de deux muscles protracteurs et de deux rétracteurs. L'appareil reproducteur femelle est formé de deux ovaires constitués d'une dizaine, ou plus, d'ovarioles méroïstiques ; il est prolongé par deux courts oviductes, tôt réunis en un oviducte commun qui s'ouvre dans la chambre génitale ; y sont associées une paire de glandes accessoires ainsi qu'une spermathèque. Chez les Mécoptères comme les Névroptères, les mâles sont digamétiques, mais au lieu de présenter un couple de chromosomes sexuels XY, ils ne possèdent qu'un X.

De l'œuf de forme cubique sort une larve éruciforme, munie d'un appareil buccal broyeur, qui se nourrit

d'organismes animaux ou végétaux. Cette larve présente en plus des six pattes thoraciques huit paires de « pseudopodes » abdominaux. Le dixième article possède un organe de fixation, le pygopode. Les larves de panorpes vivent dans le sol où elles creusent des galeries; elles se nourrissent comme les adultes. Arrivées au terme de leur développement, elles creusent une petite galerie où elles construisent alors un cocon dans lequel s'effectuera la nymphose. La nymphe est du type libre, c'est-à-dire que les appendices ne sont pas plaqués contre le corps. Les Mécoptères sont des Insectes holométaboles.

La *nymphe* effectue, en général, sa mue imaginale au printemps ou en été, certaines espèces pouvant même apparaître en automne et survivre tout l'hiver. L'imago fréquente de préférence les endroits humides et ombragés. Les panorpes se nourrissent principalement de cadavres frais d'Insectes et ne semblent pas s'attaquer à des proies vivantes. D'autres espèces peuvent être de très habiles chasseurs d'Insectes ou d'Araignées, d'autres encore peuvent être phytophages. Le comportement reproducteur présente chez les Mécoptères quelques particularités; nous nous bornerons à citer ce qui se passe chez les panorpes. Lorsqu'un mâle sexuellement mûr est en présence d'une femelle, il s'en approche en faisant vibrer ses ailes, dépose devant elle une goutte de liquide « salivaire » qui se coagule; la femelle, attirée par l'offrande, s'en approche et la déguste. Le mâle lui saisit alors l'abdomen à l'aide de son forceps et s'accouple. Pendant toute la durée de l'accouplement qui peut durer plusieurs heures, le mâle régurgite des gouttes de liquide que la femelle consomme. On observe chez les Mécoptères de grandes variétés dans les préliminaires à l'accouplement.

En raison du grand nombre de familles dont beaucoup sont fossiles, nous nous contenterons de signaler celles qui sont présentes en Europe. Les Mécoptères sont divisés en cinq sous-ordres :

Les *Protomécoptères* n'ont pas de représentants européens, et sont caractérisés par une nervation transversale compliquée.

Les *Eumécoptères* sont divisés en deux familles : les Panorpidés ont l'abdomen relevé à son extrémité chez les mâles du genre *Panorpa*; les Bittacidés du genre *Bittacus* ont un aspect de tipule. Leurs pattes sont longues et grêles.

Les *Néomécoptères,* représentés par la famille des Boréidés, du genre *Boreus hyemalis,* présentent des ailes rudimentaires et apparaissent en automne.

Les *Paramécoptères,* que l'on doit citer, mais qui n'ont aucun représentant actuel.

Les *Paratrichoptères,* connus à l'état fossile, présentent des caractères intermédiaires entre les Mécoptères, les Trichoptères et les Diptères sans être pour autant les ancêtres directs de ces deux ordres.

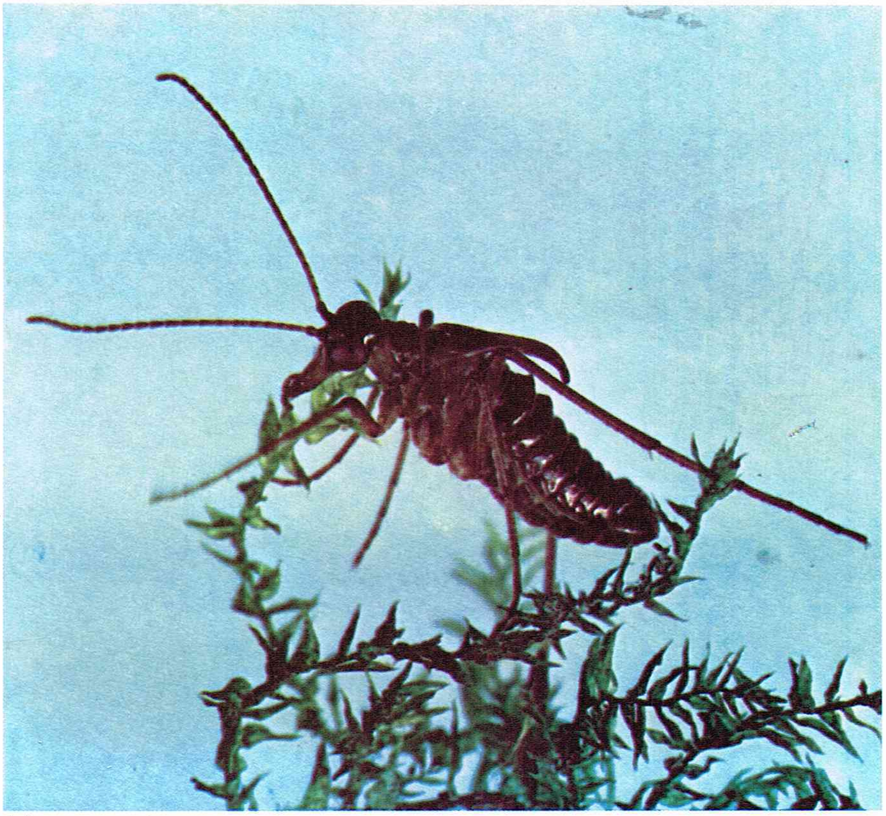
Ordre des Siphonaptères ou Aphaniptères

Les Siphonaptères, communément appelés « puces », dont on connaît environ mille cinq cents espèces, sont des Insectes holométaboles de petite taille (0,8 à 6 mm), toujours aptères et, à l'état adulte, ectoparasites hématophages de Mammifères et d'Oiseaux.

Le *corps* des imagos est très comprimé latéralement. Leur tégument, jaune à brun-noir, lisse, porte des soies, des épines et, à certains endroits, des rangées de fortes dents couchées : les *cténidies,* dont la présence et la disposition ont un rôle important dans la systématique.

La *tête,* sans cou apparent, s'accroche au thorax par son bord postérieur en forme de lame. Elle porte des yeux réduits, parfois absents, non composés d'ommatidies et correspondant peut-être à des ocelles. Les antennes courtes, plus développées chez les mâles, sont logées dans des fossettes souvent reliées par un sillon profond, le *caput fractum;* le dernier de leurs trois articles présente une série de plis parallèles ou de lames foliacées. Les pièces buccales, piqueuses suceuses, sont essentiellement constituées par trois stylets creusés en gouttière sur leur face interne et réunis de telle sorte qu'ils forment un « tube alimentaire » par où le sang est aspiré. Deux de ces stylets représentent les *lacinia* des maxilles où s'observent aussi un grand *stipes* pointu et un palpe de quatre articles. L'autre stylet dérive de l'épipharynx. Il n'y a que des vestiges de mandibules, mais le labium, avec ses palpes relativement grands, enveloppe au repos les stylets et les guide lors de la piqûre. A ce moment, une pompe hypopharyngienne injecte la salive qui, s'écoulant le long de deux gouttières creusées dans les stylets maxillaires, parvient à la plaie.

Le *thorax* montre trois segments bien distincts avec une *cténidie pronotale* presque toujours présente. Les pattes, dont la première paire semble attachée sous la tête, possèdent de larges hanches et des fémurs robustes, surtout les postérieurs qui permettent des sauts atteignant 20 cm en hauteur, et le double en distance horizontale. Toutefois ces sauts ne servent qu'à la fuite ou aux changements d'hôte, le mode de progression normale étant la marche. A l'extrémité des tarses, composés de cinq articles, se trouve une paire de fortes griffes.



J. Carayon

▲ **Boreus hyemalis** ***(Boréidé) dont les ailes sont atrophiées et en forme de crochet.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***Microphotographie (× 30) de la puce du chien,*** **Ctenocephalides canis** ***(femelle).***

L'abdomen présente sur la région dorsale de son dixième et dernier segment une petite plaque pourvue de trichobothries et appelée *sensilium* ou encore, mais fort improprement, *pygidium*. Il n'y a pas d'ovipositeur chez les femelles. Quant aux pièces génitales mâles, elles sont extrêmement compliquées.

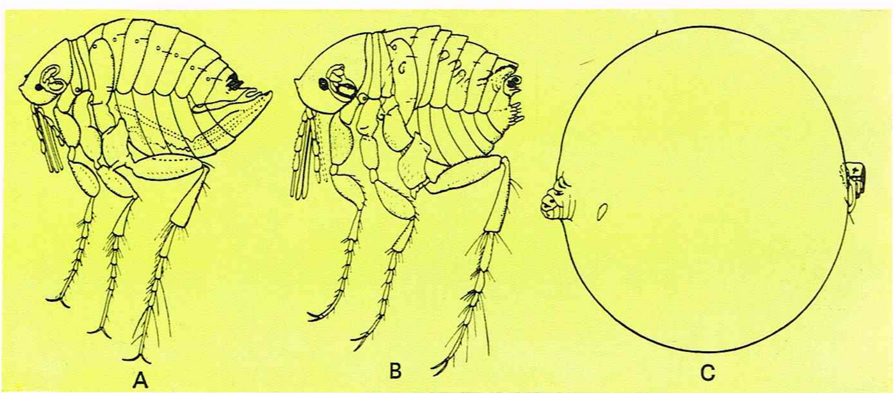
L'appareil digestif, doté d'une puissante *pompe pharyngienne* faisant suite à la *pompe cibariale*, montre une dilatation de l'œsophage : le *proventricule*, intérieurement hérissé, comme chez les Mécoptères, de longues baguettes cuticulaires dirigées vers l'arrière. Il n'y a pas de jabot, mais le sang ingéré s'accumule dans l'estomac, vaste et très extensible. Parmi les autres organes internes, le seul à mentionner est la spermathèque, unique, globuleuse, bien visible sur préparation microscopique grâce à son épaisse paroi cuticulaire et très utilisée pour la systématique.

Les *larves*, vermiformes, cylindriques, apodes et dépourvues de fausses pattes abdominales, ressemblent à celles de certains Nématocères. Elles ont un tégument mince, translucide, portant de longues soies semi-couchées. Leur teinte, blanchâtre, s'assombrit au niveau de la tête, bien distincte, où il n'y a pas d'yeux mais de courtes antennes dressées, d'un seul article; les pièces buccales sont broyeuses. Le dixième et dernier segment de l'abdomen se prolonge par deux processus charnus faiblement incurvés, qui, avec les soies des autres segments, favorisent la reptation.

Les imagos, exclusivement hématophages, sont en très grande majorité parasites de Mammifères, tandis que moins d'un dixième des espèces vivent aux dépens d'Oiseaux. La plupart des puces ne vont sur l'hôte que pour se nourrir, mais doivent rester à proximité de lui et habiter des milieux propices au développement des larves qui, elles, se nourrissent de débris organiques. Aussi les hôtes des Siphonaptères sont-ils l'homme avec ses demeures et des Animaux construisant soit des terriers ou d'autres gîtes pourvus d'une litière, soit des nids.

Les puces, souvent très abondantes si le milieu est favorable (on peut en trouver cinq cent mille dans la litière d'un seul porc), provoquent par leurs piqûres des réactions allergiques locales (papules, démangeaisons), voire un affaiblissement de l'état général. Mais leur importance médicale et vétérinaire tient beaucoup plus aux nombreux agents pathogènes ou parasites qu'elles peuvent transmettre. Ainsi, le bacille de la peste bubonique, *Pasteurella pestis*, qui fut responsable d'effroyables épidémies, est disséminé par *Xenopsylla cheopis*, puce du rat capable dans certaines circonstances de piquer l'homme. Le bacille de la tularémie, la rickettsie du typhus murin, le virus de la myxomatose, des amibes, Flagellés, Nématodes et Cestodes parasites ont également des puces comme vecteurs. A la différence des autres Siphonaptères, les membres de la famille des Tungidés, vulgairement appelés « chiques », vivent en permanence sur l'hôte. Leurs jeunes femelles se fixent à la peau, s'y enfoncent peu à peu, puis, gonflées de sang et d'œufs, prennent l'aspect de boules de gui, enfermées chacune dans un bouton blanchâtre, où un petit orifice permet l'évacuation des œufs. Ces boutons, indolores, peuvent s'infecter, produisant abcès et ulcérations. En Amérique et Afrique tropicales, *Tunga penetrans* parasite communément l'homme, quand il marche pieds nus, ainsi que beaucoup d'Animaux domestiques et sauvages. D'autres Tungidés vivent aux dépens des volailles.

▼ *La « chique »,* **Tunga penetrans** *: A, mâle adulte; B, femelle adulte avant sa fixation sur l'hôte; l'aspect est encore comparable à celui des autres puces, mais on remarque la brièveté caractéristique du throax; C, femelle fixée sur la peau de l'hôte et devenue, en majeure partie, une boule remplie d'œufs (grossissement très inférieur à celui de A et B).*



I.G.D.A.

La *reproduction* des puces, parfois remarquablement coordonnée à celle de l'hôte, est étroitement déterminée par les conditions extérieures et, dans les pays tempérés, n'a lieu que durant la belle saison. Après un accouplement bref, au cours duquel le mâle est placé sous la femelle, celle-ci pond jusqu'à cinq cents œufs, blancs, ovoïdes, lisses, qui tombent en général sur le sol et éclosent au bout de huit à dix jours. Les larves, nourries le plus souvent de débris organiques que, chez les espèces parasitant l'homme ou les Animaux familiers, elles trouvent dans les rainures de parquets par exemple, peuvent quelquefois rester sur l'hôte et utiliser comme aliments soit des desquamations, soit le sang plus ou moins digéré que les imagos ont rejeté. Le développement larvaire, qui comprend trois stades, dure en moyenne un mois chez *Pulex irritans*, mais varie de neuf à deux cent cinquante jours suivant la température et exige une certaine humidité, si bien qu'il n'y a pas de puces dans les régions très sèches. La pupe, exarate, habite un cocon soyeux incrusté de poussière, où l'Insecte, devenu imago, peut attendre longtemps des conditions favorables. Le passage à proximité d'un homme ou d'un Animal suffit à déclencher des éclosions imaginales massives et subites. La longévité des adultes varie de quelques mois à deux ou trois ans.

Les Siphonaptères constituent un petit ordre très homogène, dont les affinités demeurent incertaines. Aucun intermédiaire n'a été découvert entre leur forme très particulière, déjà réalisée dans le seul fossile connu (Ambre Tertiaire), et celle d'autres Insectes. On les rapproche souvent des Diptères, mais des arguments récents plaident plutôt en faveur d'une parenté avec certains Mécoptères : les Boréidés.

Mis à part le sous-ordre uniquement néo-tropical des *Malapsylloidea* qu'il suffit de citer, les Siphonaptères se divisent en *Pulicoidea*, sans dent apicale aux tibias postérieurs, et *Ceratophylloidea*, pourvus d'une telle dent. **Pulicidés** et **Tungidés** composent seuls les Pulicoidea. Les premiers, dont les trois tergites thoraciques réunis dépassent en longueur le premier tergite abdominal, comprennent cent cinquante espèces, notamment les puces communes, tels *Pulex irritans, Ctenocephalides canis, C. felis*, qui attaquent l'homme, le chien, le chat. Les *Ceratophylloidea* comptent douze familles, dont seules quelques-unes, particulièrement importantes, peuvent être citées.

Chez les **Tungidés** ou « chiques », bien moins nombreux et uniquement tropicaux, les trois tergites thoraciques réunis sont plus courts que le premier tergite abdominal.

Les **Cératophyllidés** comptent plus de cinq cents représentants répartis dans le monde entier; ce sont des parasites de petits Mammifères ou d'Oiseaux.

Les **Cténopsyllidés**, pourvus de nombreuses cténidies, sont représentés par trois cents espèces parasites de Rongeurs et d'Insectivores.

Les **Vermipsyllidés**, sans cténidies, comptent trente espèces parasites de carnassiers et de nombreux Animaux domestiques : chameau, cheval, chèvre, mouton.

Les **Ischnopsyllidés**, avec soixante-dix espèces, sont dépourvus d'yeux et parasites de chauves-souris.

Ordre des Trichoptères

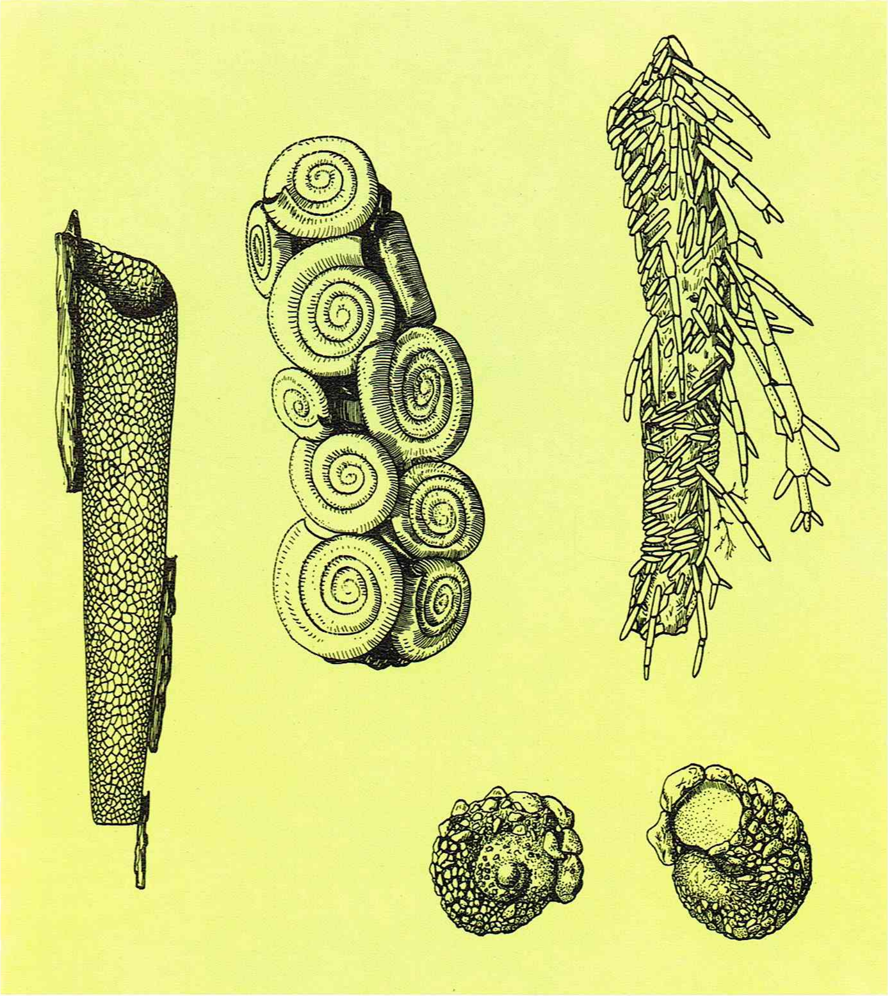
Ce sont des Insectes holométaboles de petite ou moyenne dimension, hydrophiles, lucifuges, ressemblant à des papillons aux couleurs ternes. Les adultes ne s'éloignent guère de l'eau où ont vécu leurs larves presque toutes aquatiques.

La *tête* de l'imago est petite, transverse, les yeux composés sont semblables dans les deux sexes. Quand ils sont présents, les ocelles sont au nombre de trois. Les antennes, pluriarticulées, sont longues, étendues en avant de la tête au repos. L'appareil buccal, hypognathe, se caractérise par des mandibules présentes ou non et par un appareil du type lécheur-suceur, constitué par le labium que termine un renflement, le haustellum, les maxilles et une aire hypopharyngienne creusée d'une gouttière, le *sitophore*. Cet appareil subit de grandes variations suivant les groupes. Il peut être fonctionnel ou non. Les palpes maxillaires portent trois à cinq articles.

Le *thorax* présente un segment mésothoracique plus développé que les deux autres; il porte les pattes, munies d'épines mobiles aux tibias et de tarses de trois articles. Les ailes membraneuses, à nervation simple, sont iné-



I. Bucciarelli



G. Hodebert

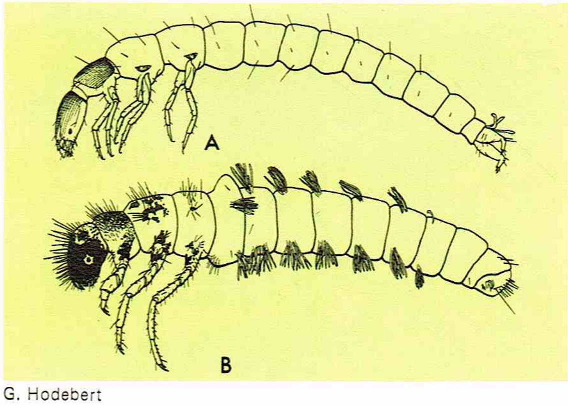
▲ *A gauche, un Trichoptère Limnophilidé du genre* Limnophilus ; *à droite, quelques fourreaux construits par les larves de Trichoptères.*

gales. Bien développé, le lobe anal de l'aile postérieure se plisse longitudinalement au repos. Elles sont recouvertes de poils — et non d'écailles comme les Lépidoptères — et le système qui les couple rappelle celui des Papillons. Les cas de brachyptérie sont rares.

L'*abdomen,* composé de dix segments, ne présente pas de grandes particularités chez l'imago. Les derniers segments sont modifiés suivant le sexe : chez le mâle, postérieurement au neuvième segment, la membrane intersegmentaire s'invagine et forme une poche péniale où se loge le canal éjaculateur, différencié en un pénis exsertile plus ou moins sclérifié ; des dispositifs latéraux paramères et titillateurs peuvent y être associés. Chez la femelle, l'extrémité abdominale peut s'effiler ou non en un long ovipositeur du type Panorpe, formé par les neuvième et dixième segments. L'anatomie abdominale de la femelle révèle une paire de glandes sécrétrices d'une substance mucilagineuse où les œufs sont enrobés lors de la ponte. L'accouplement a lieu en vol ou à terre, peu de temps après l'apparition des imagos.

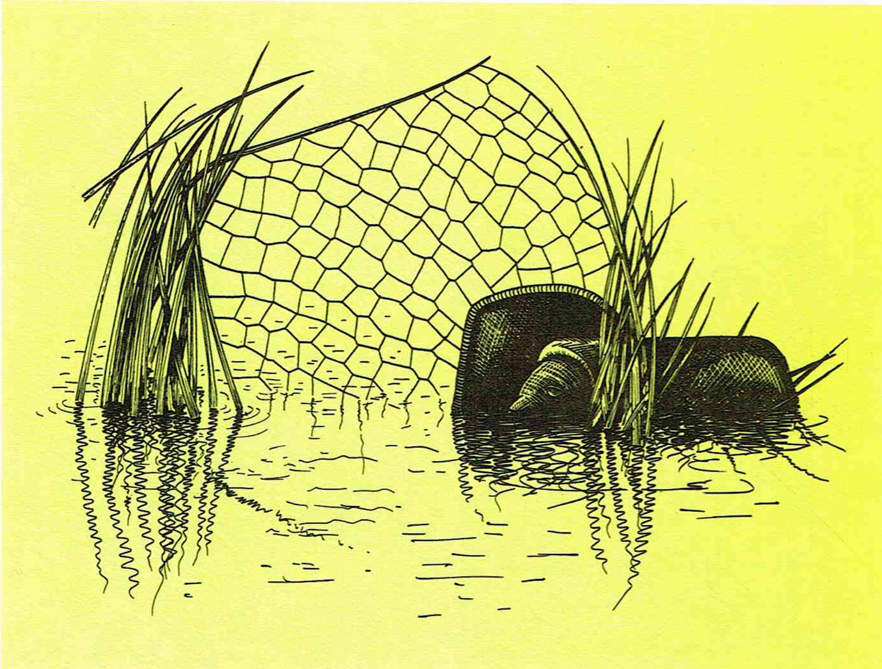
Suivant la copulation, la ponte s'effectue soit à terre, soit sous l'eau, la femelle pouvant ou non fixer ses œufs à un support. Le développement embryonnaire, de courte durée en général, peut s'interrompre et présenter une diapause hivernale.

Les *larves* de Trichoptères sont, en général, dulçaquicoles. Certaines peuvent s'accommoder d'eaux saumâtres ou marines, d'autres encore sont terrestres. On les trouve en abondance dans les eaux froides, courantes ou stagnantes riches en végétation. Leur appareil buccal est du type broyeur ; trois paires de glandes céphaliques y sont adjointes, dont les plus importantes sont les glandes labiales séricigènes. Les pattes sont inégales, les antérieures étant courtes et préhensiles, les autres, plus longues, sont locomotrices. Elles possèdent aussi des pattes terminales ou anales. L'appareil respiratoire est composé de trachéobranchies abdominales, isolées ou groupées en petits bouquets. On observe également des branchies rectales, qui jouent sans doute un rôle dans la régulation de la pression osmotique. Les larves appartiennent à deux types morphologiques différents. Elles sont : soit éruciformes, hypognathes, végétariennes et construisant des abris mobiles ; soit campodéiformes, prognathes, carnivores et libres. L'abri mobile des premières est en forme de fourreau qu'elles traînent dans leurs déplacements, ce qui leur a valu le nom de porte-bois ou portefaix. C'est un étui de soie produit par les glandes labiales, cylindrique ou conique, ouvert aux deux extrémités, recouvert extérieurement de matériaux divers, feuilles, brindilles, grains de sable, carapaces de petits Mollusques Gastéropodes ; sa forme aussi est très variable, droite, aplatie, recourbée, ou enroulée. La larve se maintient dans son fourreau grâce à ses pattes anales et à des bourrelets qu'elle porte sur les segments abdominaux, surtout sur le premier. A l'intérieur du fourreau, les mouvements incessants de l'abdomen créent un courant d'eau autour des trachéobranchies, permettant ainsi les échanges gazeux.



G. Hodebert

◀ *Types larvaires chez les Trichoptères : A, larve campodéiforme ; B, larve éruciforme.*



G. Hodebert

▲ *Piège en forme de nasse construit par une larve campodéiforme d'Hydropsyché.*

Les larves campodéiformes, dans leur majorité, vivent libres, sont carnivores et construisent des filets de soie en nasse ou en entonnoir si elles vivent en eaux courantes, en piège sur lequel elles guettent leur proie à la façon d'une araignée, dans les eaux stagnantes.

La vie larvaire est plus ou moins longue (elle dépasse souvent une année) et comporte cinq à sept mues. Lors de la mue, la larve éruciforme fixe son fourreau et le ferme aux extrémités, de même, lors de la mue nymphale. Les larves campodéiformes construisent un abri de pierrailles avant de tisser leur cocon.

La *nymphe* est de type libre et présente quelques caractères morphologiques particuliers à cet état. Elle possède de grandes mandibules, allongées et tranchantes, les pattes métathoraciques sont frangées de longues soies. Les segments abdominaux portent fréquemment des plaques chitineuses hérissées d'épines. Les nymphes présentent des caractères étho-écologiques eux aussi très importants : la mobilité et la vie aquatique, fait assez exceptionnel chez un holométabole. La mobilité est imposée par le renouvellement de l'eau oxygénée de façon à assurer la « respiration »; les plaques chitineuses abdominales permettent à la nymphe de se déplacer à l'intérieur de son cocon en prenant appui sur les parois, elle peut ainsi vérifier en permanence l'état de son abri et le nettoyer le cas échéant. A la fin de la vie nymphale, elle démolit la paroi de son abri à l'aide de ses puissantes mandibules et s'en extirpe ensuite à l'aide de ses plaques abdominales. La nymphe, une fois sortie de son cocon, est très active et nage à la façon des notonectes grâce à ses pattes métathoraciques. La mue imaginale peut s'effectuer, soit que la nymphe soit accrochée à un support, soit à la surface de l'eau, comme les nymphes de certains Diptères tels que les Culicides; elle dure alors fort peu de temps, l'imago prenant son vol quelques instants seulement après l'exuviation.

Actuellement, les Trichoptères comprennent à peu près trois mille espèces, réparties en treize familles groupées en deux séries.

Les *Inaequipalpia,* qui se caractérisent par des palpes maxillaires de cinq articles chez la femelle et de trois ou quatre chez le mâle, comprennent les Phryganéidés, Limnophilidés, Séricosmatidés; pour toutes, les larves, à fourreaux variés, sont éruciformes.

Les *Aequipalpia,* aux palpes maxillaires de cinq articles dans les deux sexes, comprennent les Calamocérotidés, Odontocéridés, Leptocéridés, Molamnidés à larves éruciformes, avec des fourreaux souvent arénacés coniques; les Hydropsychidés, Psychomyidés, Polycentropidés, Philopotamidés à larves campodéiformes construisant des abris ou des filets de soie; les Rhyacophilidés, Hydroptilidés, aux larves également campodéiformes, construisant un fourreau mobile plus ou moins aplati.

Ces Insectes présentent des affinités certaines avec les Lépidoptères d'une part, les Mécoptères d'autre part; selon les théories modernes, ils forment avec les Lépidoptères, les Diptères et les Mécoptères le complexe Panorpoïde considéré comme un super-ordre dont les ancêtres communs remonteraient à l'ère secondaire.

Affinités avec les Mécoptères : la mandibule régressée des imagos est proche de celle réduite de *Nannochorista,* Eumécoptère de l'hémisphère Sud, la morphologie de la tête est très semblable dans les deux ordres, les genitalia présentent des ressemblances et la structure de la hanche des pattes intermédiaires et postérieures est identique.

Affinités avec les Lépidoptères : ils présentent un faciès de papillon, leur appareil digestif est proche de celui des Lépidoptères primitifs; on constate une homologie entre les appareils génitaux femelles des deux ordres; le dispositif de couplage des ailes rappelle le frenulum des Lépidoptères, le sexe homogamétique XX chez le mâle est hétérogamétique XY chez la femelle dans les deux ordres. Enfin, les larves éruciformes sont très proches des chenilles.

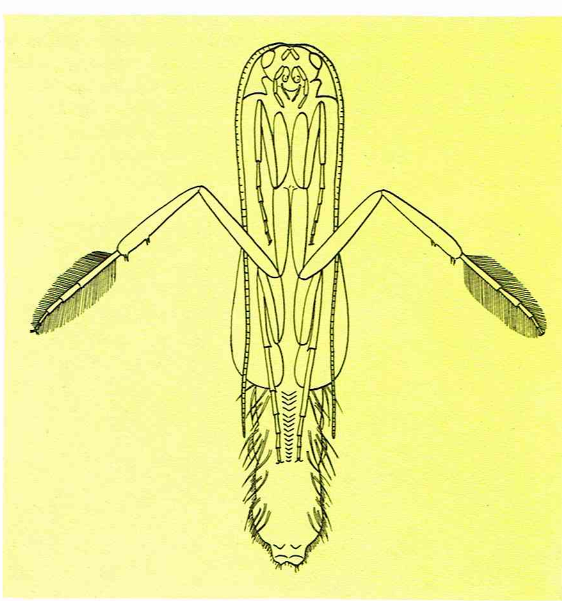
Ordre des Lépidoptères

Les Lépidoptères (du grec lepis, écaille, et pteron, aile) ou Papillons, dont environ cent vingt mille espèces sont actuellement connues, constituent l'un des grands ordres de la classe des Insectes. Ils sont holométaboles (à métamorphoses complètes), d'envergure comprise entre 2 et 300 mm; leurs quatre ailes membraneuses et nervurées sont recouvertes, comme le corps, d'écailles imbriquées plus ou moins serrées, et les pièces buccales sont profondément modifiées, les maxilles formant une trompe suceuse s'enroulant sur elle-même. Dans leur quasi-totalité, les larves ou chenilles sont phytophages. Les Papillons peuplent tous les continents, à l'exception des régions polaires.

La *tête* de l'imago, hémisphérique, est petite par rapport au corps, les yeux composés sont très gros et beaucoup d'Hétérocères possèdent en outre deux ocelles à cornée développée.

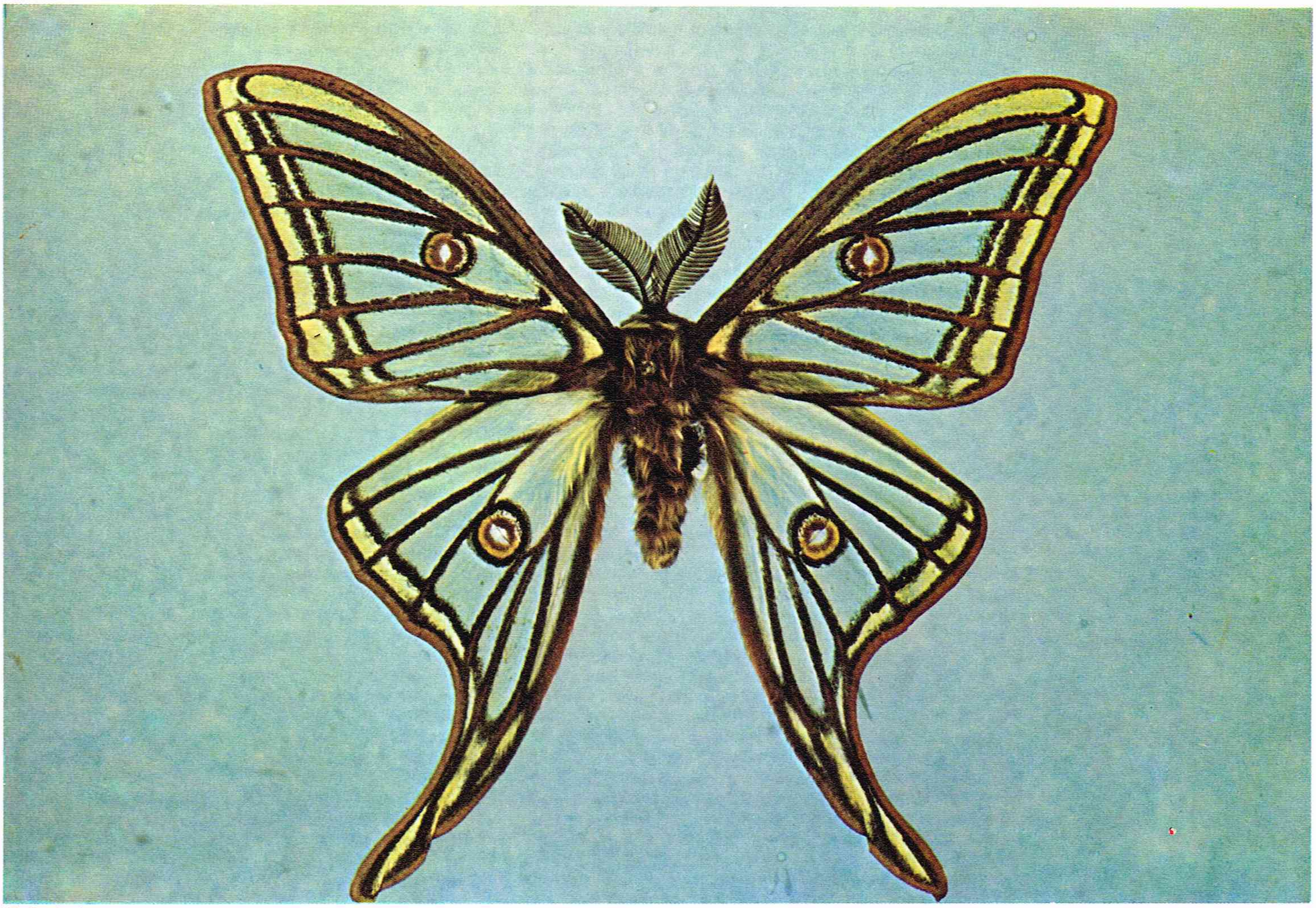
Les *antennes* sont implantées de part et d'autre de l'épicrâne, à la suture du clypeus; leur premier article, le scape, est plus gros que les suivants, en nombre variable de sept à cent, qui forment le flagelle. Les antennes les plus courtes sont celles des Hépialidés ou des femelles de Psychidés, alors que les plus longues sont celles des Adélidés (elles dépassent l'apex des ailes antérieures).

Les antennes, de formes très variables, sont terminées en massue ou en bouton chez les Rhopalocères, sétiformes, fusiformes, dentées, pectinées (bi- ou quadripectinées), chez les Hétérocères; elles diffèrent souvent d'un sexe à l'autre. Celles des mâles, surtout lorsqu'elles



G. Hodebert

▶ *Nymphe libre de Trichoptère aux pattes mésothoraciques nageuses.*



M. Boulard

▲ ***Les antennes du mâle de* Graellsia isabellae, *Attacidé inféodé aux forêts de pins des sierras espagnoles et des Hautes-Alpes françaises, sont largement quadripectinées; celles de la femelle sont beaucoup plus étroites.***

sont pectinées, sont riches en sensilles (soies, cils, cônes sensoriels) détecteurs de l'hormone femelle ou de nourriture.

L'antenne est, en général, revêtue d'écailles en dessus, garnie de cils sensoriels en dessous. Tous ces caractères sont utilisés dans la systématique.

L'*appareil buccal* des Lépidoptères se compose de pièces suceuses, à l'exception du groupe primitif des Microptérygides, à mandibules fonctionnelles du type broyeur, entre les palpes maxillaires et l'hypopharynx développés.

Au repos, la *trompe* est enroulée sur elle-même en spirale, elle se déroule par pression sanguine, les muscles des *galeae* assurant son enroulement.

Le développement de la trompe diffère selon les groupes : extrêmement longue chez certains Sphingidés, courte et robuste chez d'autres Sphingidés ainsi que chez les *Ophideres,* beaux Noctuidés tropicaux suceurs de fruits, elle peut être rudimentaire ou absente chez les Cossidés, les Psychidés, les Bombycoïdés, dont les imagos ne se nourrissent pas, à de très rares exceptions près.

Les palpes labiaux sont longs, formés de trois articles (rarement deux), chez beaucoup d'espèces (Rhopalocères et Pyrales) nettement visibles à l'œil nu. Ordinairement dressés, ils peuvent être porrigés (horizontaux ou pendants).

Le *thorax*, porteur des ailes et des pattes, est constitué de trois segments. Le prothorax est peu développé, sauf chez les Hépialidés, et presque toujours pourvu d'une paire d'appendices : les *patagiae,* formant collier, écailleux ou poilu, dont la coloration particulière est parfois utilisée en systématique (Arctiidés, etc.). Les pattes antérieures s'attachent par les hanches à la partie inférieure du prothorax. Le mésothorax est beaucoup plus volumineux et sclérifié; s'y articulent les ailes antérieures, les *tegulae* ou ptérygodes à la base de celles-ci et en dessus, enfin les pattes médianes.

Formant un ensemble rigide avec les segments précédents, le métathorax porte les ailes postérieures et les hanches des pattes postérieures. Chez les noctuelles, c'est le métathorax qui est pourvu d'une paire d'organes tympanaux, cavités dédoublées et parfois operculées, chez les Géométridés, Pyralidés, Uraniidés et Cymatophoridés; ces organes, de formes variées, sont quant à eux généralement situés sur les côtés du premier segment abdominal. Les organes tympanaux, atrophiés chez les femelles brachyptères, pourraient être sensibles aux ultra-sons; ils se situent parfois aussi sur les ailes.

L'*abdomen* est formé de huit urites normaux chez le mâle, et sept chez la femelle; les deux terminaux modifiés et réduits forment l'appareil génital *(genitalia)* du mâle dont l'étude est essentielle, en systématique, beaucoup de déterminations ne pouvant s'établir d'après le seul aspect, l'*habitus,* du Papillon.

Les pièces principales de l'armure génitale mâle, dont nous ne pouvons traiter longuement ici, sont figurées sur un schéma.

Les *valves* ou *claspers* forment une pince au moment de l'accouplement et la partie évaginable du pénis, la *vesica,* est constituée par un tube membraneux souvent garni d'épines, les *cornuti.* Chez la femelle, les deux ou trois derniers urites, modifiés, constituent l'armure génitale, variable quant au nombre et à l'emplacement des orifices génitaux. Le neuvième urite porte aussi deux lobes sétigères, les papilles anales et souvent des glandes hormonales, chez les Bombycoïdes par exemple.

Le *thorax* et l'*abdomen* sont recouverts de poils ou d'écailles, souvent groupés en brosses, en crêtes; en outre, les mâles portent souvent une longue touffe anale mêlée de poils androconiaux, tandis que les femelles, chez les Lymantriidés, peuvent être pourvues d'une toison anale adhérant aux œufs lors de la ponte. On observe parfois des organes stridulants, thoraciques chez les Arctiidés, abdominaux chez les Lymantriidés,

dont le mécanisme et le rôle restent encore mal connus; ils constituent souvent un caractère sexuel secondaire du mâle.

Les *pattes,* généralement fines et velues, se composent d'un fémur, articulé à la hanche, d'un tibia, d'un tarse de cinq articles dont le dernier est terminé par une paire de griffes situées de part et d'autre du pulvillus. Les pattes antérieures, qui diffèrent surtout des deux paires suivantes par leurs coxae indivises et non soudées au thorax, sont généralement pourvues d'un éperon mobile tibial, l'épiphyse, servant vraisemblablement au nettoyage des antennes et de la trompe. Ces pattes sont atrophiées (tarses soudés, dépourvus de griffes et infonctionnels dits en palatine) chez beaucoup de Rhopalocères. Quant à certaines femelles de Psychidés, elles sont pratiquement apodes. Le tibia des pattes médianes a en général une paire d'éperons mobiles terminaux et celui des pattes postérieures deux paires, dont une médiane. La face interne du fémur ou du tibia peut porter des organes androconiaux variés.

Les *ailes,* expansions membraneuses tendues par les nervures, sont grandes par rapport au corps, mais elles peuvent être très réduites chez les femelles de quelques Arctiides, Géométrides hivernales ou montagnardes, voire absentes chez les femelles de Psychides ou de Lymantrides du genre *Orgyia.*

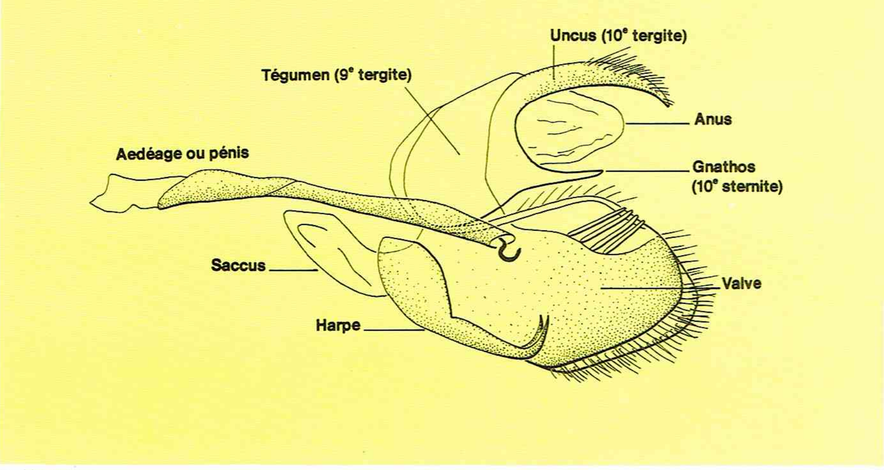
Sur l'aile antérieure, ordinairement de forme triangulaire, on distingue la base, point d'articulation au thorax, le bord costal ou côte, l'angle apical ou *apex,* le bord, ou marge, externe, l'angle interne ou *tornus* et enfin le bord interne.

L'aile postérieure est plus arrondie, l'angle interne y est nommé angle anal et le bord interne, bord abdominal. Le bord externe des ailes est souvent denté, découpé, festonné et les ailes postérieures sont parfois munies d'un ou plusieurs prolongements ou *queues,* particulièrement développées chez beaucoup de Papilionidés et certains Attacidés.

L'étude des nervures joue un rôle essentiel dans la systématique des Lépidoptères; lorsque ceux-ci présentent une nervation semblable de douze nervures aux deux paires d'ailes, comme certaines espèces primitives, ils sont dits Homoneures; sinon, les ailes postérieures n'ayant pas plus de huit nervures, les anales ne comptant que pour une et la radiale n'étant pas ramifiée, ils appartiennent au grand sous-ordre des Hétéroneures. Les trois nervures principales : radiale, médiale, et cubitale sont ramifiées; enfin des nervures transversales, discocellulaires, peuvent réunir vers le milieu de l'aile la radiale à la cubitale, fermant ainsi la cellule discoïdale. Certaines nervures disparaissent, se fusionnent, s'anastomosent, formant parfois une aréole, petite cellule close... Chez les Satyridés par exemple, la base de certaines nervures est fortement renflée et correspond aux organes tympanaux.

D'autres régions de l'aile peuvent porter un renflement nervuré, une sorte de tambour, excité par les épines d'une patte ou par la partie correspondante de l'aile opposée; cet organe stridulant supposé se trouve surtout chez le mâle des Noctuidés de l'espèce *Thecophora fovea.* Les nervures délimitent à la surface de l'aile des champs ou espaces internervuraux : espace costal, champ basal, discal, etc. La nomenclature des nervures diffère selon les auteurs (abréviation du nom latin ou numéro).

▼ ***Représentation schématique des* genitalia *d'un* Nephele *(Sphingidé).***



G. Hodebert

Les *écailles* sont le revêtement qui caractérise l'ordre; il colore les ailes qui lui doivent aussi leur ornementation. Une écaille est une fine lame chitineuse, ou *limbe,* implantée dans le tégument alaire à l'aide d'un pédicelle. La structure de l'écaille est complexe, les deux lamelles parallèles qui la forment isolant une minuscule cavité remplie d'air et traversée par les trabécules, sortes de piliers transversaux; la lamelle inférieure est plus ou moins lisse alors que la supérieure, celle qui reçoit la lumière, est ridée longitudinalement et striée transversalement. Courtes (en général de 0,07 à 0,8 mm) en surface, les écailles peuvent être beaucoup plus longues, quand elles forment les franges par exemple; la forme en est très variable, allant du fin poil écailleux à l'écaille arrondie, dentée, ou pointue, etc. Chez les espèces évoluées, les écailles sont disposées assez régulièrement en deux couches, les écailles de fond et celles de recouvrement. Souvent, outre leur rôle sensoriel, elles jouent un rôle protecteur; les écailles glandulaires odorifiques également fréquentes sont pourvues d'une houpette distale; elles sont isolées ou groupées en taches chez les Piéridés du genre *Colias,* en séries, en longues touffes androconiales chez les Nymphalidés, caractéristiques et souvent cachées dans un repli de l'aile chez les Papilionidés et les Hespériidés. Des taches d'écailles modifiées, peut-être en appareil stridulant, existent aussi parfois chez les femelles du genre *Orthogonioptilum* (Attacidés éthiopiens).

La coloration des écailles est optique (physique) ou pigmentaire (chimique), les deux types pouvant d'ailleurs se combiner. Les couleurs physiques ont souvent un aspect métallique (*Morpho* par exemple) et sont dues à la fine striure des écailles ou à l'angle qu'elles forment par rapport à la surface de l'aile (18° chez les *Apatura*). Les couleurs chimiques (mélanines, etc.) sont produites par l'organisme de l'Insecte ou proviennent de sa nourriture. La coloration dépend souvent du sexe tandis que les dessins restent plus stables; ceux-ci peuvent être semblables aux deux ailes ou se compléter d'une aile à l'autre, en position de repos, sur la face dorsale ou sur la ventrale. Enfin, sur une aile donnée, les dessins se répartissent souvent en deux moitiés symétriques, par rapport à l'axe des discocellulaires dans l'aire médiane.

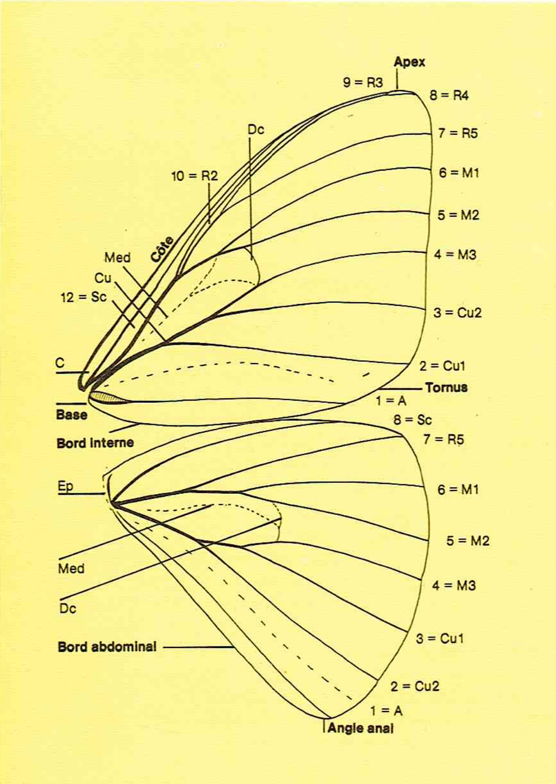
Couplage des ailes. Au cours du vol, les battements alaires sont synchronisés grâce au couplage de l'aile antérieure et de la postérieure correspondante. Le plus fréquent des types principaux de couplage est le frénate, répandu chez les Hétéroneures (Hétérocères seulement); un faisceau serré de soies, le frein, situé sur la côte et à la base de l'aile postérieure, s'accroche à un lobe chitineux ou à une touffe de poils, le *rétinacle,* de la face ventrale correspondante de l'aile antérieure. Le frein du mâle est simple, celui de la femelle ordinairement multiple, mais n'excédant pas plus de 20 soies.

Dans le type jugal (Homoneures) il existe une languette à la base de l'aile antérieure s'accrochant à la partie correspondante de la postérieure. Il y a enfin un couplage mixte qualifié de jugo-frénate chez les espèces primitives et un couplage par simple adhérence, appelé amplexiforme, où l'aile antérieure s'appuie sur un élargissement de l'aile postérieure au niveau du lobe huméral, ce que l'on observe surtout chez les Rhopalocères et chez les Bombycoïdes au frein vestigial.

L'organisation interne est semblable à celle des autres Insectes. Certaines particularités méritent cependant d'être signalées.

Organes sensoriels. Outre les organes des sens particuliers à l'ordre mentionnés ailleurs, tels que les antennes, les pattes, les ailes, etc., une paire de papilles poilues, situées derrière les antennes et près des yeux, le *chaetosema,* existe chez les Rhopalocères (famille des Lycénidés) et chez diverses familles d'Hétérocères, comme les Tortricidés, les Géométridés, et les Zygénidés. Le rôle de cet organe reste encore fort mal connu.

Appareil digestif. La succion de la nourriture est effectuée grâce au pharynx, prolongé par un fin œsophage qui présente une dilatation, le jabot, véritable pompe



G. Hodebert

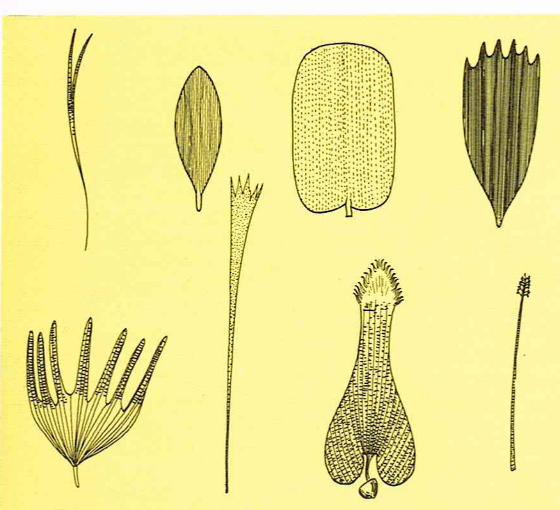
aspirante souvent gonflée d'air. L'appareil digestif lui-même est rempli d'air chez les espèces ne se nourrissant pas.

Appareil respiratoire. Chez de nombreux Hétérocères, il existe des sacs aériens, qui manquent, par contre, chez les Rhopalocères. Tous les Lépidoptères connus ont une vie aérienne, à l'exception des Pyrales du genre *Acentropus* dont certaines femelles aquatiques respirent l'oxygène dissous.

Organes glandulaires. Ce sont surtout les glandes odorifiques, qui constituent presque toujours des caractères sexuels secondaires; chez le mâle, elles peuvent être situées sur le thorax, l'abdomen, les ailes, les pattes (touffes érectiles de certains Bombycoïdes); chez la femelle, elles se trouvent généralement sur les trois derniers segments abdominaux : sac ventral des Attacidés, *sacculi laterales* du *Bombyx mori,* à émission directe ou plus rarement indirecte de phéromones.

Appareil reproducteur. On se reportera pour la physiologie des appareils génitaux mâle et femelle aux généralités de la classe.

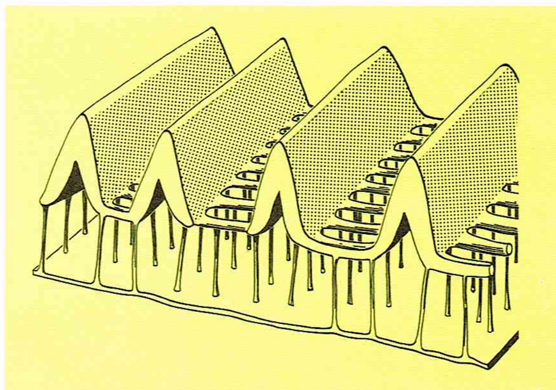
L'étude de la garniture chromosomique des Lépidoptères — dont les variations numériques sont remarquablement étendues, avec toutefois une moyenne de 30 pour /n, même chez des espèces très voisines, comme l'ont montré, entre autres, les travaux de H. de Lesse sur les Lycénidés et les Satyridés ou les recherches de Goldschmidt et Katsuki particulièrement poussées sur l'intersexualité et le gynandromorphisme, chez les Bombycoïdés, les Lymantriidés et les Géométridés — intéresse également les généticiens et les systématiciens.



G. Hodebert

◀ **Différents types d'écailles de Lépidoptères.**

La reproduction des Lépidoptères est normalement sexuée, à l'exception de rares cas de parthénogenèse spontanée, facultative ou obligatoire, outre ceux obtenus expérimentalement chez *Bombyx mori.* La parthénogenèse facultative n'aboutit qu'exceptionnellement au développement complet de l'imago. Toutefois dans l'espèce *Solenobia triquetrella,* les œufs de ce Psychidé peuvent se développer avec ou sans fécondation et



G. Hodebert

◀ ***A gauche, représentation schématique de la nervation des ailes de Lépidoptères : A, anale; C, costale; Cu, cubitale; Dc, discocellulaire; Ep, éperon précostal; M, médiale; Med, media; R, radiale; Sc, subcostale; à droite, coupe transversale d'une écaille de Papillon.***

donner les deux sexes; la parthénogenèse obligatoire qui ne produit que des femelles est peu fréquente; elle a été également observée chez le Psychidé précité et chez les Bombycoïdes, notamment des *Goodia,* petits Attacidés africains; il s'agit en général de races locales parthénogénétiques d'espèces normalement bisexuées ailleurs. On connaît enfin, surtout chez les Sphingidés du genre *Hyles,* des hybrides naturels entre espèces voisines; en captivité, l'hybridation est pratiquée couramment par les éleveurs.

Œuf. Les Lépidoptères sont holométaboles sauf de rares espèces (Piéridés montagnards surtout), vivipares.

L'œuf est de forme très variable : sphérique, hémisphérique, selon les groupes, avec le micropyle situé au pôle supérieur et entouré d'un relief en rosette; la surface du chorion, plus ou moins résistant, est souvent striée. Les œufs les plus petits, de 0,2 à 0,3 mm, sont ceux des Nepticulidés, minuscules Lépidoptères; toutefois, leur diamètre n'est pas toujours en rapport avec la taille de l'espèce : en effet, *Saturnia pyri,* notre plus gros Attacidé, pond des œufs de 2,5 mm, alors que certains Lasiocampidés de taille plus modeste produisent des œufs de même diamètre.

La coloration des œufs est extrêmement variable — souvent, ils sont même maculés, tachetés — et change au cours du développement embryonnaire. Les œufs peuvent être pondus à l'air libre couchés ou plus rarement dressés chez les Rhopalocères, Notodontidés notamment, mais les espèces dont l'ovipositeur est transformé en tarière les déposent à l'intérieur des tissus végétaux : c'est le cas chez les Ériocraniidés. Tandis que certains Satyrides, des noctuelles sèment leurs œufs en vol, la plupart des Papillons les pondent isolément, en paires, en séries nombreuses, en bagues régulières autour d'une branchette comme les Bombycoïdes, ou encore en plaques imbriquées comme beaucoup de tordeuses, et d'hyponomeutes; la femelle, chez les Lymantriidés et chez beaucoup de Lasiocampidés, les fait adhérer au support à l'aide d'une sécrétion albumineuse, qui peut aussi servir à recouvrir la ponte de bourre abdominale. La ponte est plus ou moins abondante selon les espèces, de quelques dizaines à deux milliers d'œufs dont un certain pourcentage reste souvent infécond.

La *chenille*. La larve des Lépidoptères ou chenille, le plus souvent cylindrique ou fusiforme, parfois aplatie, bossuée, comprend une tête suivie de quatorze segments.



J. Boudinot

▲ *Exemple de ponte en bague autour d'une branchette* (Eudia pavonia).

La tête, ou capsule céphalique, est grosse, en général globuleuse, et porte ordinairement six paires d'yeux, les *stemmates;* les antennes sont très courtes, les pièces buccales broyeuses comprennent un labre, des mandibules robustes et une lèvre inférieure munie d'une filière entre les palpes labiaux.

Dans certains genres, la tête est rétractile. Les segments portent les pattes : trois paires de pattes thoraciques et le plus souvent les pattes abdominales ou fausses-pattes dont quatre paires ventrales sur les segments 3 et 6, une anale sur le dernier. Des exceptions à ce schéma chez les Microptérygidés, et les Géométridés, seront mentionnées dans la partie systématique de l'ordre. La sole des fausses-pattes est pourvue de crochets dont la disposition, coronate ou semi-coronate, caractérise certains groupes. Quant aux stigmates, présents sur le prothorax et sur les huit premiers urites, ils sont réduits chez les chenilles aquatiques, des trachéo-branchies ou branchies, nombreuses, y suppléant.

Le tégument est souvent rugueux et peut porter des rangées de verrues, de tubercules épineux ou sétifères, de cornes, comme celle du huitième urite de beaucoup de Sphingides, par exemple; il se hérisse de soies sensorielles primaires, déjà présentes au premier stade, et subprimaires, les suivantes, peu nombreuses, dont la distribution précise, ou chétotaxie, est utilisée en systématique, outre les nombreuses soies secondaires ou poils, implantés sans ordre. Certaines soies, transformées en organes glandulaires, sont urticantes chez les Processionnaires par exemple. La coloration et les dessins des chenilles sont extrêmement variables, parfois chez la même espèce (phase solitaire ou phase grégaire de quelques noctuelles, polymorphisme des *Holocerina,* Attacidés africains), surtout sous l'influence du milieu ou de la nourriture. Beaucoup de chenilles de la famille des Géométridés offrent une homochromie ou une homotypie remarquables; celles qui sont endophytes ou endogées sont aplaties et peu ou pas pigmentées. Enfin les chenilles de certains groupes, celles des Notodontidés entre autres, peuvent d'ailleurs présenter un aspect extraordinaire, susceptible de modification d'un stade à l'autre, comme la disparition de cornes chez les Brahméidés par exemple. Rappelons à ce sujet qu'il y a ordinairement quatre ou cinq mues larvaires. Pour la morphologie interne de la chenille, nous renvoyons le lecteur aux généralités de la classe.

Mais certains organes glandulaires particuliers à ce stade méritent mention : les deux glandes séricigènes, appelées glandes de Lyonet, se réunissant en un canal efférent, le tube fileur, pour aboutir à la filière; la glande jugulaire, organe prothoracique et défensif, sécrétant un liquide âcre et malodorant, qu'elle peut même projeter à quelque distance de la tête de la chenille; l'osmaterium, appareil évaginable bifide et odoriférant du dos du prothorax des Papilionidés, serait un organe excréteur; l'organe des Lymantriidés, que nous verrons plus loin; les organes myrmécophiles des Lycénidés; les glandes cirières, observées surtout chez les Hespériidés, au rôle hydrofuge protecteur, et divers organes latéraux éversibles des Attacidés, ou appendices postérieurs évaginables des Notodontidés; enfin, les glandes de Verson ou glandes exuviales, découvertes d'abord chez les Lépidoptères.

La *chrysalide.* Les nymphes de Lépidoptères sont nommées chrysalides (du grec khrusos, or) à cause des taches brillantes de certaines d'entre elles. De forme cylindro-conique en général, elles laissent deviner la segmentation en trois parties du futur imago, mais dépourvues d'orifices, leurs appendices sont soudés et leurs segments abdominaux, peu ou pas mobiles dans les groupes évolués, sont libres, leurs sutures incomplètes dans les autres. La trompe est parfois renfermée dans une gaine saillante chez certains Sphingidés; les pattes, les antennes, chez les mâles de Bombycoïdes, largement pectinées, et les étuis alaires ou ptérothèques sont nettement délimités par des sutures. Le dernier des dix segments articulés de l'abdomen porte souvent une pointe ou une couronne de crochets, le *crémaster.* Les stigmates sont bien visibles et l'on peut reconnaître le sexe femelle à ses deux derniers urites moins nettement dessinés. Le tégument nymphal, très dur, est généralement glabre, souvent rugueux, strié, muni de saillies et de courtes épines, qui produisent, lors des mouvements abdominaux de la chrysalide, un crissement sur les parois d'un cocon; il peut être recouvert d'une pruinosité blanchâtre ou bleuâtre hydrofuge, chez *Parnassius* et certains Attacidés ou Noctuidés.

La coloration de la chrysalide varie beaucoup selon l'âge (nouvellement formée, elle est beaucoup plus claire), le milieu, la saison parfois (chrysalide verte ou brune de *Papilio machaon*).

L'anatomie interne de la chrysalide ne diffère guère de celle des autres pupes.



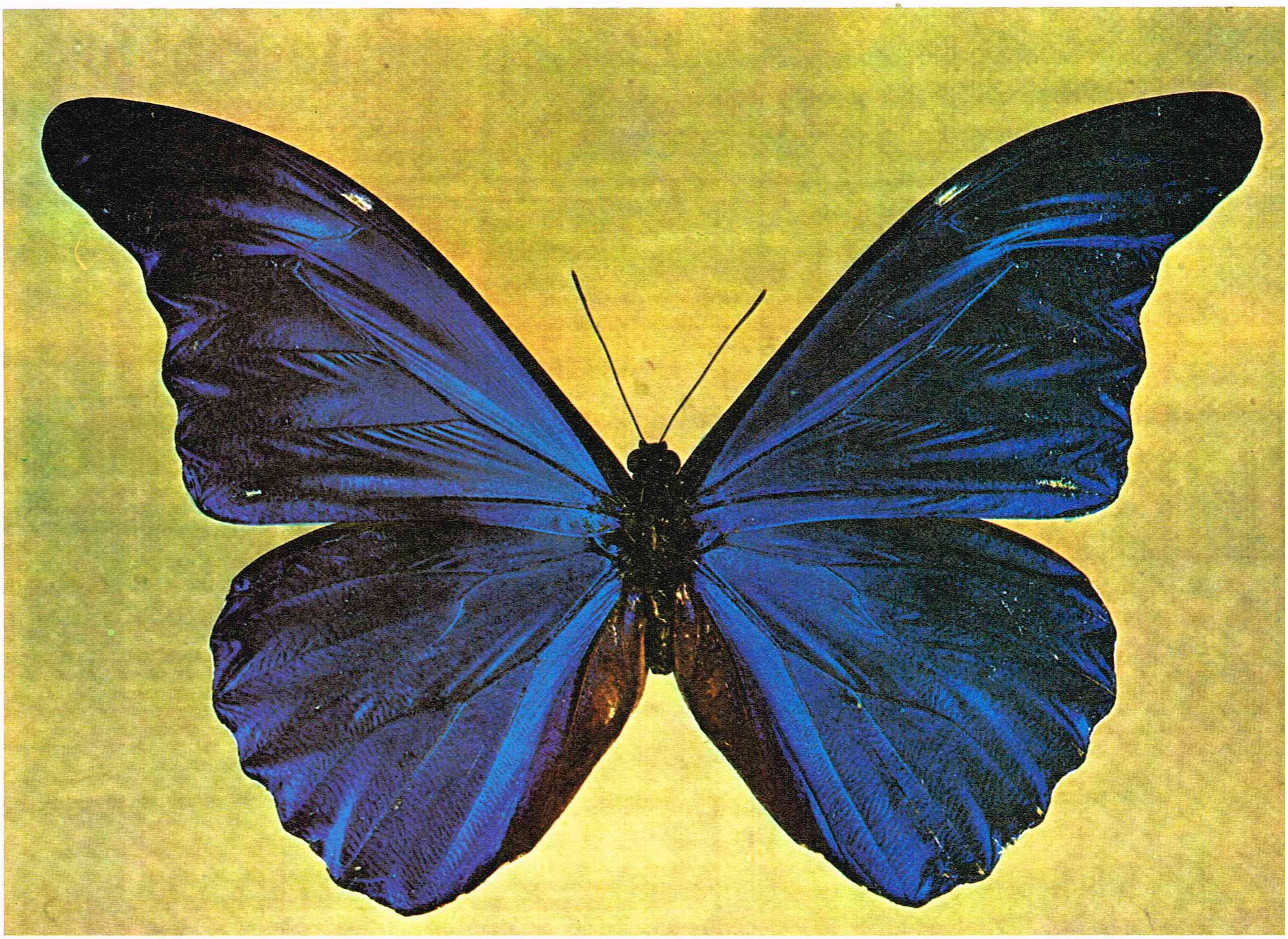
G.S. Giacomelli

▶ *La chenille de l'*Acherontia atropos *est munie, comme celles de nombreux autres Sphingidés, d'une corne impaire dorsale sur le 8e segment abdominal : elle vit sur les Solanées, notamment la pomme de terre.*



A. Margiocco

▶ *Chrysalide du même* Acherontia atropos *dont la forme laisse deviner la segmentation tripartite du futur imago.*



M. Boulard

▲ *Les* Morpho *comptent quelques-unes des plus belles espèces de Lépidoptères d'Amérique du Sud, au dimorphisme sexuel souvent accentué. Ici, un spécimen de* Morpho rhetenor *mâle.*

Éthologie et écologie

Au contraire du chapitre précédent où la morphologie de l'imago nous a paru prioritaire, nous traiterons celui-ci dans l'ordre naturel des stades.

La *chenille* éclôt après une incubation de quelques jours à plusieurs mois (diapause hivernale), en grignotant le chorion de l'œuf à l'aide de ses mandibules; elle est alors minuscule, mais grossira très vite, surtout dans les premiers stades, car elle est extrêmement vorace. La plupart des chenilles sont phytophages et s'attaquent surtout aux Phanérogames, mais aussi parfois aux Cryptogames : Fougères, Mousses, Lichens, Champignons... consommés par des noctuelles du genre *Bryophila,* et des Arctides du genre *Lithosia,* et *Dysauxes.* Toutes les parties de la plante, qu'elle soit ligneuse ou herbacée, peuvent servir de nourriture : les racines aux espèces endogées comme les Hépialidés, le tronc ou la tige à certaines endophytes, tels les Cossidés ou les Sésies xylophages qui y creusent des galeries, les fleurs, les graines ou les fruits; ce sont toutefois les feuilles qui sont le plus fréquemment dévorées, la larve rongeant le bord du limbe, perçant des trous dans ce dernier ou creusant seulement le parenchyme comme le font les « mineuses » dont les galeries sinueuses, visibles au travers de l'épiderme intact, suffisent souvent à les caractériser spécifiquement ou génériquement (Tordeuses, teignes); nombre de chenilles d'ailleurs ne sont mineuses qu'à certains stades de leur vie. Proliférant parfois, les chenilles peuvent s'attaquer aux vergers, aux cultures ou aux forêts. Les espèces saprophages, teignes et Pyrales surtout, sont nuisibles, de leur côté, aux produits d'origine végétale : grains, fruits secs, biscuits et farines, liège, papier, etc.; plusieurs vivent aussi aux dépens de matières d'origine animale : laine, fourrures, peaux, plumes, cire, guano; d'autres enfin sont prédatrices de divers Insectes, les espèces coccidivores en particulier, ou bien parasites d'Insectes sociaux, par exemple, les Lycénidés myrmécophiles, les Tinéidés termitophiles, ou solitaires (Homoptères).

Si nombre d'espèces sont polyphages, la plupart sont oligophages (s'attaquant à des Végétaux du même groupe systématique ou chimiquement voisins) ou monophages, d'où la localisation souvent étroite de beaucoup d'entre elles.

Au repos comme durant la marche, les fausses-pattes forment ventouses; les pattes thoraciques servent surtout à la préhension de la nourriture; la progression par bond en avant des chenilles « arpenteuses » de la famille des Géométridés, dépourvues des trois premières paires de fausses-pattes, est particulièrement curieuse. Chez les chenilles abritées, ce sont les pattes thoraciques qui aident à la progression le long du support, les abdominales agrippant la paroi intérieure du fourreau (Psychidés, etc.).

La plupart des chenilles ne se meuvent que lentement, à l'exception de « mineuses » ou d'Arctiides, très vives, capables même de se déplacer en arrière; les chenilles diurnes des *Parnassius* ne sont actives qu'en plein soleil tandis que beaucoup d'espèces ne mangent que la nuit. Au repos, l'attitude des chenilles est souvent caractéristique des groupes, et d'ordinaire défensive; elles peuvent se plaquer étroitement au support, se raidir comme une



A. Margiocco

▲ ***Les chenilles processionnaires, ici, Thaumetopoea pityocampa, sont bien reconnaissables à leur façon de se déplacer en longue file continue.***

brindille, relever la partie antérieure (Sphingidés) ou postérieure (Notodontidés) du corps. Inquiétées, les chenilles prennent une posture défensive caractéristique : les unes s'enroulent sur elles-mêmes (« anneau du diable » des Lasiocampidés), donnent de brusques coups de tête latéraux en vomissant un liquide toxique, font saillir un organe évaginable, ainsi l'osméterium des Papilionidés, ou l'appendice bifide des Notodontidés, ou un appareil urticant, comme chez les Processionnaires, d'autres — arboricoles — se laissent tomber à terre, parfois à l'extrémité d'un fil de soie, qui leur sert aussi à rejoindre le feuillage de l'hôte; quant aux chenilles abritées elles rentrent rapidement dans leur fourreau dont elles ferment l'ouverture. La plupart des chenilles (dites nues) vivent à découvert sur les plantes-hôtes, les autres se construisent un abri permanent ou non : feuilles roulées, tube de soie, fourreau de soie recouvert de débris végétaux, de grains de sable, etc. Il existe des cécidies, ou galles, dues principalement aux Tordeuses ou aux Sésies; tandis que certaines larves (Nymphulinés) vivent immergées sur des plantes aquatiques, grâce à leur respiration cutanée ou trachéo-branchiale.

Les chenilles sont le plus souvent solitaires, mais il en est de grégaires pendant toute leur vie larvaire, quittant seulement leur gros nid soyeux, par exemple les Processionnaires, ou y restant, comme les Hyponomeutes, pour se nourrir, alors que d'autres ne restent groupées que temporairement après la ponte; c'est le cas des Nymphalidés ou d'*Eudia pavonia*. Enfin, on a même signalé des migrations locales de chenilles sociales. La durée de l'existence larvaire varie selon la nourriture (le carpocapse du pommier entre en diapause lorsqu'on l'élève sur des pommes mûres et se développe normalement sur des fruits verts), la température, le photopériodisme et parfois même le sexe. Dans nos climats, les Lépidoptères comme la piéride du chou n'ont guère plus de quatre à cinq générations par an, mais la vie larvaire peut atteindre plusieurs années chez les Cossidés, les Sésies ou certaines espèces des hautes montagnes. Dans les régions tropicales où les générations se succèdent parfois tout au long de l'année, on observe cependant un ralentissement de la croissance durant les saisons sèches, plus fraîches; d'autre part, le développement des chenilles de quelques grandes espèces, comme les Attacidés africains caudés du genre *Argema* par exemple, est très lent, puisqu'il s'étale sur plusieurs mois. A la fin du dernier stade, la chenille change ordinairement de coloration, ne se nourrit plus et erre à la recherche d'un endroit favorable à sa nymphose, qu'immobile et ratatinée, elle attendra en général quelques jours. Pour se dégager de l'exuvie, ou peau de la chenille, la chrysalide doit parfois se livrer à de périlleux exercices, comme c'est le cas chez les Rhopalocères.

La *chrysalide* reste immobile, ne s'agitant, dans la mesure où les segments abdominaux le permettent, que défensivement ou plus fréquemment au moment de l'éclosion. Les chrysalides nues reposent parfois au sol, sous une pierre; le plus souvent elles sont suspendues, c'est-à-dire fixées au support par des fils de soie accrochés au crémaster, succeintes, — attachées par une ceinture de soie —, enroulées dans une feuille ou entourées d'un cocon exogé, filé par la chenille et caractéristique des espèces. Certains cocons complexes, dont la coque soyeuse composée de plusieurs couches ou « vestes » est très dure, s'ouvrent par une nasse ou un opercule vers l'extérieur afin de faciliter l'éclosion de l'imago. La soie de beaucoup de cocons est mêlée des poils de la chenille, ou enduite de ses produits d'excrétion chez les Lasiocampidés, elle peut être recouverte de débris végétaux, de terre, de gravier... Certains cocons sont formés d'une résille aérée, laissant entrevoir la chrysalide. Outre la structure, la forme — on trouve des cocons pédonculés — et la couleur, argentée par exemple chez les *Argema,* varient beaucoup. Chez les *Anaphe,* Notodontidés africains, les cocons individuels, très nombreux, sont tous renfermés dans un nid volumineux et parcheminé.

Les chenilles vivant dans un fourreau se chrysalident dans celui-ci comme les endophytes dans leur galerie, qu'elles obturent vers l'extérieur d'une cloison soyeuse. Enfin beaucoup d'Hétérocères effectuent leur métamorphose dans une logette creusée parfois profondément dans le sol grâce aux contorsions de la chenille, c'est le cas des espèces endogées. Protégée ou non, la chrysalide est le stade à diapause hivernale le plus fréquent; la durée du repos nymphal varie de deux semaines environ à quelques années, allongeant ainsi de beaucoup le cycle ontogénique.

L'*imago*. Quelques jours avant l'éclosion, la coloration des ptérothèques change, laissant entrevoir celle des ailes; le Papillon fait éclater la cuticule nymphale et en sort en s'aidant des pattes et parfois de petites épines céphaliques ou situées à la base des ailes; lorsque la chrysalide se trouve dans un cocon serré, il en ramollit la soie avant d'en écarter les fils, à l'aide d'un liquide alcalin. Lorsque les chrysalides sont libres ou incomplètes et généralement pourvues d'épines ou de crochets sur le thorax et l'abdomen, donc plus mobiles, elles sortent partiellement de leur loge, facilitant ainsi l'éclosion; il en est de même avec le Bombycoïde *Endromis versicolora* dont la nymphe sort à demi du cocon, enterré, peu de temps avant l'éclosion.

Au cours de son développement, d'ordinaire assez rapide, l'imago rejette une sécrétion des tubes de Malpighi : le méconium, épais et souvent coloré. L'éclosion, favorisée par certaines conditions atmosphériques, a lieu généralement à des moments déterminés : le matin, chez les espèces diurnes, à la fin de l'après-midi ou le soir chez les nocturnes. Dans certains cas, l'imago ne quitte pas son fourreau protecteur, voire l'exuvie elle-même chez



A. Margiocco



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***A gauche, chenille « arpenteuse » de la famille des Géométridés ; à droite,*** **Samia cynthia,** ***belle espèce séricigène introduite en Europe au milieu du siècle dernier ; elle vit encore en plein Paris sur l'ailanthe.***



S. Lombardi

◀ ***Cocon ouvert de*** **Saturnia pyri** ***montrant la chrysalide.***

les femelles de Psychidés. Ordinairement ce sont les mâles qui éclosent les premiers (protandrie, par opposition à protogynie, observée chez les Lémoniidés...) ; la proportion des sexes est constante. La durée de la vie des imagos est très variable, de quelques heures pour certains Psychidés à plusieurs mois pour les Rhopalocères hibernants, tels « citrons » et « vanesses », qui éclosent à la fin de l'été pour reparaître aux premiers beaux jours de l'année suivante ; elle dépend des liquides absorbés : nectar floral, jus de fruits fermentés, eau, purin ou, chez les espèces à trompe atrophiée, incapables, à de très rares exceptions près comme les Attacidés éthiopiens du genre *Epiphora,* de se nourrir, des réserves accumulées lors du stade larvaire ; ces adultes ne vivent donc que le temps de se reproduire. Marchant peu, à l'exception de très rares espèces brachyptères (Tinéoïdés des îles Antarctiques) et des femelles à ailes atrophiées, les Lépidoptères se déplacent au vol.

L'activité de l'imago est étroitement liée à la météorologie (température, degré hygrométrique de l'air, vent...), et limitée aux heures ensoleillées pour la majeure partie des Rhopalocères, mais aussi pour quelques Sphingidés (Macroglosses...) et les mâles de certains Bombycoïdes, tandis que les espèces nocturnes ont une activité optimale par ciel couvert et par temps chaud et humide (brouillard ou pluie). Lorsqu'il fait froid, l'Insecte, avant son envol, doit se réchauffer, cela chez les Sphingidés grâce à une vibration particulière des ailes. Les *Parnassius* (Papilionidés) obtiennent le même résultat en exposant les taches colorées de leurs ailes aux rayons du soleil ; le passage d'un nuage interrompt momentanément leur vol. Le seuil thermique du vol peut varier pour une même espèce selon la latitude ou l'altitude ; ainsi pour l'Attacidé nocturne *Graellsia isabellae* il se situe d'ordinaire dans les Alpes du S.-E. vers 9 °C, tandis qu'il tombe en Espagne montagneuse à 6 °C (observation inédite) ; ce seuil est particulièrement bas pour les espèces vernales, automnales ou montagnardes d'Hétérocères.

L'Insecte se pose pour butiner ; toutefois les Sphingidés pourvus d'une longue trompe peuvent visiter les fleurs, contribuant ainsi à leur fécondation, en vol vibré sur place.

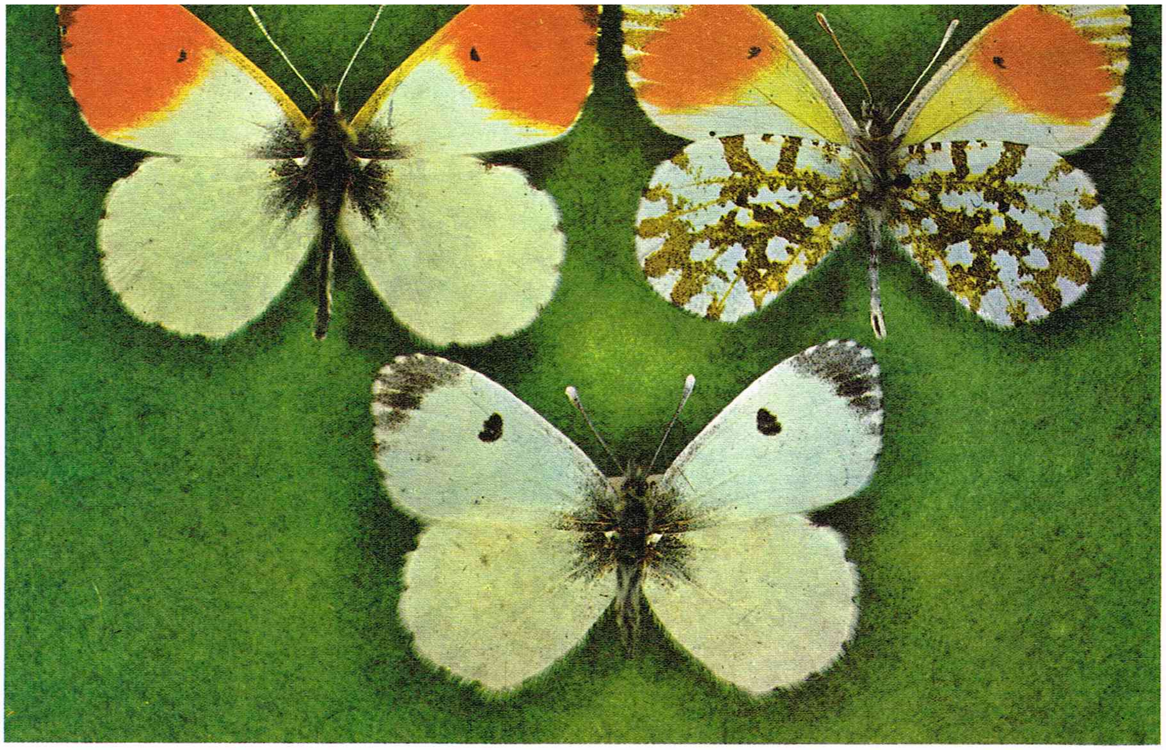
Les Lépidoptères nocturnes possèdent un phototropisme positif développé, d'où leur abondance parfois, le soir, autour des lampes ; on use couramment de ce procédé pour en faire la chasse.

La vitesse et la puissance du vol sont en rapport avec la structure thoracique, la musculature, la forme et la surface des ailes. Le vol est le plus souvent ramé, ou battu, entrecoupé de périodes de vol plané chez certaines espèces de Papilionidés, Nymphalidés à charge alaire faible (de 55 à 150 g par m²) ; il est vibré chez les espèces à ailes étroites et à charge alaire élevée (1 250 g par m² pour des Sphingidés) ; la fréquence des battements est rarement élevée (de 5 à 40 par seconde). La vitesse est variable ; chez les Sphingidés et de nombreux Bombycoïdes, elle peut atteindre 15 m/s, soit 54 km/h ; le vol des espèces les plus rapides est rectiligne, chez les Sphingidés, saccadé chez les Lémoniidés ; il peut être zigzagant pour les plus lentes, leur permettant ainsi d'échapper parfois aux Oiseaux et aux chauves-souris.

Certaines espèces particulièrement résistantes peuvent accomplir de véritables migrations, isolément ou en groupes serrés. Les principaux Papillons migrateurs de nos régions sont des Piéridés des genres *Pieris* et *Colias,* des Nymphalidés comme *Vanessa cardui,* divers Sphingidés comme *Acherontia atropos* et *Agrius convolvuli,* des noctuelles comme *Autographa gamma.* Les déplacements s'effectuent de l'Afrique et de l'Europe méridionale vers l'ouest et le nord, jusqu'en Grande-Bretagne et en Scandinavie, régions où toutefois les femelles des générations automnales sont stériles. Outre-mer, quelques Danaïdés, comme *Danaus plexippus,* sont capables de traverser l'Atlantique ; en Afrique équatoriale, certains Nymphalidés, tel *Cymothoe coenis,* se déplacent parfois par millions d'individus, de la forêt vers la côte.

Un autre comportement social curieux, celui des rassemblements de sommeil appelés aussi « dortoirs » des *Parnassius,* des Lycènes mérite d'être cité. Chez les Rhopalocères surtout, au repos, les ailes sont relevées et jointes sur le dos ; chez la plupart des Hétérocères, elles sont tenues à plat contre le support, en toit, ou étroitement appliquées le long du corps, leur homochromie les rendant souvent à peu près invisibles pour l'homme. Effrayés, les Papillons s'envolent ou se laissent tomber à terre, immobiles, et peuvent faire perler du prothorax des gouttelettes de sang toxique (hémaphrorrhée).

Reproduction. C'est le mâle qui recherche la femelle, parfois même dans les premiers moments de l'éclosion de celle-ci. La vue (c'est le cas des Rhopalocères, qui se rencontrent souvent en vol), mais surtout l'odorat, chez les Bombycoïdes, les Lymantriidés par exemple, conditionnent le rapprochement des sexes ; c'est ainsi que le mâle de l'Attacidé *Eudia pavonia* peut déceler sa femelle cachée dans la végétation à plusieurs km de distance grâce aux cônes sensoriels complexes de ses antennes. Certaines espèces d'Arctiidés stridulent. Souvent, l'accouplement est précédé d'une sorte de parade sexuelle. *In copula,* certaines espèces sont encore capables de s'envoler, l'un des partenaires entraînant l'autre, immobile. La durée de l'accouplement varie de quelques instants pour les Rhopalocères à vingt-quatre heures au moins chez de gros Hétérocères. Certaines espèces peuvent copuler plusieurs fois. Curieux est le cas de *Lasiocampa quercus,* chez lequel deux rapprochements se succèdent, le premier fécondant et le second déclenchant la ponte. Dans certains groupes, *Parnassius,* Acréides, une poche cornée ou sphragis, — sécrétée par le mâle —, se forme durant l'accouplement à l'extrémité de l'abdomen de la femelle ; elle empêcherait une deuxième copulation.



▶ **Anthocharis cardamines,** *connu en France sous le nom d'aurore, présente un remarquable dimorphisme sexuel : la femelle est dépourvue de la tache orangée des ailes antérieures, mais présente, en dessous, aux postérieures, les mêmes marbrures vertes.*



▲ **Cerura vinula** *est un Notodontide fréquent dans nos régions; son extraordinaire chenille vit sur les saules et les peupliers. Cette espèce est homochrome des écorces sur lesquelles elle repose le jour.*

Dimorphisme sexuel. Il s'agit de dissemblances plus ou moins marquées entre le mâle et la femelle : envergure, forme, développement et coloration des ailes, frein, structure des antennes, androconies, etc. C'est évidemment chez les gynandromorphes bipartis qu'il est le plus spectaculaire puisqu'il réunit en un seul individu toutes ces différences par moitié, en apparence tout au moins, les caractères du mâle dominant généralement dans l'appareil génital.

Polymorphisme. Chez l'imago, le polymorphisme se traduit surtout par des variations d'envergure et de coloration. Il peut être géographique, différenciant des espèces largement répandues en sous-espèces ou races (clines) plus ou moins nombreuses, surtout insulaires ou altitudinales. Sur le plan génétique cependant, les Papillons ubiquistes sont d'ordinaire très stables (c'est le cas de certains Nymphalidés). On observe aussi sur un même territoire des espèces à large variabilité génétique. Les variations sont saisonnières ou individuelles, dépendant du milieu. Parmi les premières, classique est le cas du petit Nymphalidé paléarctique *Araschnia levana* dont la génération vernale, éclose de chrysalides hibernantes, est fauve (forme *levana*), et dont la forme estivale, *prorsa,* longtemps tenue pour une espèce différente, est brun-noir. De même, dans les régions tropicales, nombreuses sont les espèces produisant des formes de saison sèche. Les secondes sont ordinairement rares dans la nature, mais l'expérience montre qu'il est possible d'obtenir des phénotypes parfois encore inconnus, en soumettant la chrysalide, durant les tout premiers jours de son existence, à des variations de température ou d'humidité. Ces « aberrations » artificielles affectent surtout la coloration (variations chromatiques : albinisme, mélanisme...) ou les dessins des ailes (variations graphiques).

Le polymorphisme mutationnel est bien souvent limité au sexe femelle, par exemple chez divers *Colias* et *Papilio ;* il y a en conséquence, chez la même espèce, un type mâle et au moins deux types femelles. On attribue au polymorphisme mimétique, d'origine génétique, le « mélanisme industriel » de certaines espèces vivant dans les régions usinières, comme *Biston betularia,* à ailes blanches sablées de noir, dont les mutants entièrement noirs (forme *carbonaria*) seraient plus fréquents actuellement qu'il y a un siècle; ces spécimens mélaniques, très homochromes des écorces ou des pierres sur lesquelles ils reposent le jour, sembleraient mieux protégés des passereaux.

Des recherches approfondies ont été consacrées au mimétisme des Papillons; ainsi les Sésiidés et les Cténuchidés miment-ils souvent de façon étonnante des Hyménoptères dangereux. Les cas d'homotypie et d'homochromie sont très nombreux, chez *Kallima* par exemple. C'est la face visible des ailes au repos (dessous pour les Rhopalocères, dessus pour la plupart des Hétérocères) dont la coloration et les dessins sont cryptiques. Enfin, des espèces appartenant à des groupes différents, mais habitant les mêmes régions, peuvent se « copier » curieusement, les unes servant de modèles aux autres (mimétisme batésien) ; parfois, seule la femelle est mimétique, comme chez certains Rhopalocères exotiques à variations parallèles, dont un bon exemple nous est donné par les trois formes femelles du Nymphalide ubiquiste *Hypolimnas misippus,* mimétiques des trois formes correspondantes d'un Danaïde également très répandu, *Danaus chrysippus.*

Prédateurs, parasites et maladies des Lépidoptères. Chez les Vertébrés, les principaux prédateurs de Lépidoptères sont les Oiseaux, recherchant chenilles (le coucou ingurgite même les Processionnaires urticantes) et imagos, et les chauves-souris qui capturent les nocturnes au vol ou ceux qui tourbillonnent autour des lampadaires. L'homme est aussi un ennemi redoutable des Papillons, dévastant les biotopes favorables à leur existence qu'il saupoudre par ailleurs de pesticides.

De nombreux parasites, Hyménoptères et Diptères surtout, s'attaquent aux divers stades des Lépidoptères. En général, les Hyménoptères parasites, Ichneumones par exemple, pondent à l'intérieur de la chenille; parfois la proie, paralysée, est emportée et déposée avec la ponte de l'Hyménoptère (Sphécidés), dans le nid de ce dernier.

Certains Coléoptères comme les calosomes dévorent les chenilles tandis que les adultes peuvent être victimes de Diptères Asilides, de libellules et d'Arachnides.

De nombreuses espèces sont également sujettes, surtout à l'état larvaire, à des maladies infectieuses ou parasitaires : viroses, grasserie et gattine chez le ver à soie et les Lymantriidés; infections par des Bactéries pathogènes (flacherie), microsporidioses (pébrine du ver à soie), mycoses (muscardine du ver à soie, Ascomycètes, tels les curieux *Cordyceps* se développant surtout sur les chrysalides endogées...). Ces maladies, souvent graves pour l'industrie de la soie (elles firent tomber la production de cocons de 26 000 000 à 7 900 000 kg sous le second Empire, et Pasteur devait les étudier), contribuent par contre à rétablir l'équilibre naturel lorsqu'il est rompu par la pullulation anormale d'une espèce, d'ordinaire cyclique.

La *répartition géographique.* Les Lépidoptères ne peuplent pas l'ensemble des terres immergées du globe d'une façon uniforme : particulièrement nombreux dans les régions chaudes, ils manquent dans les régions polaires. Certaines espèces, généralement migratrices, sont cosmopolites, comme quelques Microlépidoptères, des noctuelles, des Sphingidés, des Nymphalidés; d'autres sont au contraire étroitement localisées géographiquement du fait de l'insularité ou de l'orographie.

La présence de la plante nourricière, le milieu, le climat sont autant de facteurs limitant l'aire qu'occupe une espèce; la localisation très étroite de quelques-unes d'entre elles dans nos régions, notamment les relictes pléistocènes de nos marais ou de nos tourbières, rend leur existence particulièrement précaire dans les pays

peuplés et industrialisés. Les forêts, les montagnes jusqu'à 6 000 m avec leurs étages subalpin et alpin, les déserts constituent aussi des refuges pour beaucoup de Lépidoptères, dont l'étude contribue à retracer l'histoire des grandes migrations animales du Quaternaire. Enfin, alors que l'habitat de certaines espèces du genre *Parnassius* ou de *Colias palaeno* semble se restreindre, on constate depuis un peu plus d'un siècle le phénomène inverse, certaines espèces de Piéridés et de Nymphalidés notamment colonisant au fil des décennies de nouvelles localités. Nous rappellerons brièvement le peuplement des principales régions faunistiques. Dans la région éthiopienne et malgache, Nymphalidés *(Charaxes)* et Attacidés prédominent, les grands Papilionidés s'y trouvant moins bien représentés que dans la riche région orientale où volent tant d'espèces spectaculaires de cette famille. La région néo-tropicale compte encore un plus grand nombre de brillants Rhopalocères, des genres *Morpho* et *Agrias,* ainsi que des nocturnes géants, représentants des Noctuidés, et des Sphingidés; la faune antillaise, voisine, est pauvre et celle des îles antarctiques réduite à quelques Tinéidés et à de rares Microlépidoptères microptères. La région australienne est la patrie d'Attacidés gigantesques *(Archaeoattacus),* d'Hépialidés et de Cossidés, outre de nombreux endémiques. La région holarctique, moins richement pourvue que les précédentes, renferme cependant quelques endémiques, notamment les Lémoniidés comme *Endromis versicolora*.

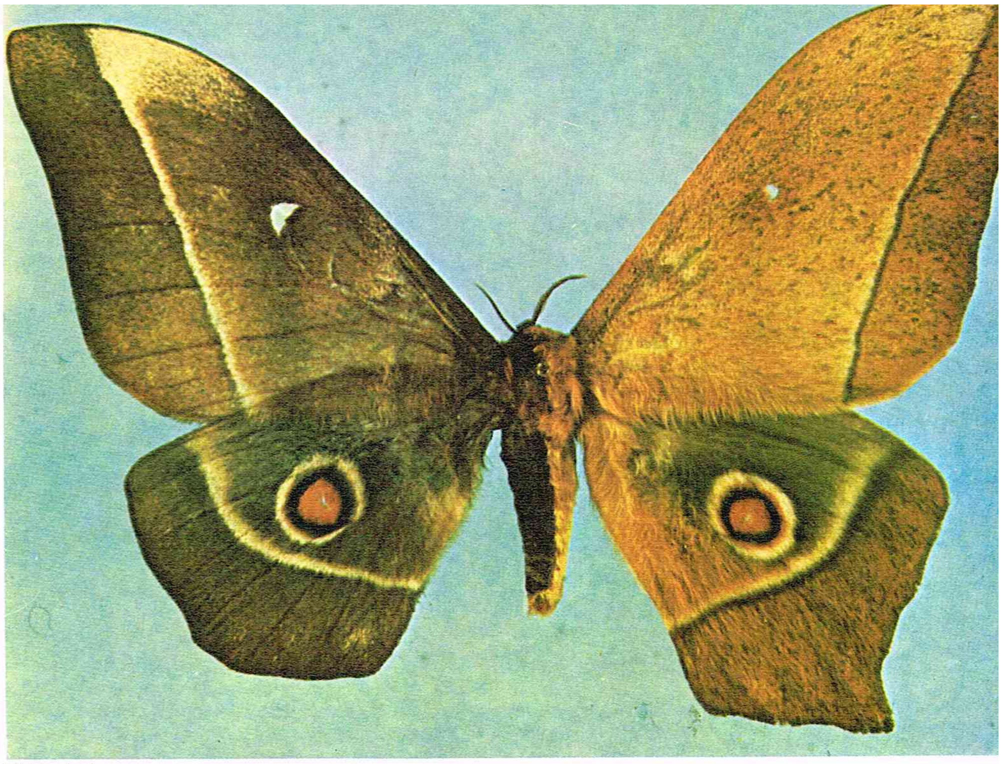
Intérêt de l'étude des Lépidoptères. Si la très grande majorité des Lépidoptères ne constitue pour l'homme qu'une merveilleuse parure printanière ou estivale de la nature, il en est quelques-uns qui lui sont utiles, telles les espèces séricigènes (Bombycoïdes surtout) et d'autres dont les chenilles s'attaquent aux cultures, aux grains, etc. (Microlépidoptères, Pyralidés, Noctuidés, Piéridés entre autres). Quelques espèces fournissent en outre un matériel de choix aux généticiens et aux biologistes pour leurs recherches.

En Afrique centrale, des chenilles d'Attacidés ou de Notodontidés (anaphes) sont consommées cuites par les villageois.

Enfin les espèces les plus grandes et les plus brillantes ont depuis longtemps la faveur des collectionneurs et des décorateurs et atteignent parfois un prix élevé chez les naturalistes ou dans les ventes publiques; il y a quelques années, par exemple, un spécimen d'*Ornithoptera allotei,* de la famille des Papilionidés, a trouvé acquéreur à l'Hôtel Drouot pour 10 000 F.

Plusieurs auteurs prélinnéens, tel R. de Réaumur, ont déjà traité des Lépidoptères, mais il fallut attendre la dixième édition du *Systema Naturae* (1758) de C. Linné, fixant les règles de la nomenclature scientifique moderne, pour en permettre l'étude systématique.

Insectes fragiles, les Lépidoptères n'ont guère laissé de fossiles. Aucune famille éteinte de l'ordre n'a été décrite sauf celle des **Éosétidés,** créée pour *Eoses triassica,* du Trias d'Australie, dont la position reste cependant douteuse; les espèces fossiles connues les plus anciennes sont des Microlépidoptères du Tertiaire (Éocène), mais l'ordre a vraisemblablement existé, déjà bien différencié, dès le Mésozoïque, apparaissant sans doute au Jurassique. On a ainsi découvert en Italie, dans les marnes tertiaires du Monte Gabbro, une femelle de Papilionidé à sphragis, dont la nervation et les dessins alaires sont bien conservés : *Doritides bosniaskii* ancêtre probable de nos Parnassiens. En conséquence, la classification des Lépidoptères n'est pas définitivement fixée et repose essentiellement sur leurs caractères macroscopiques, d'où leur division en deux grands ensembles, les Macrolépidoptères et les Microlépidoptères, toujours utilisée, quoique sans réelle valeur systématique. Les Macrolépidoptères ont été répartis à leur tour en Rhopalocères (antennes en massue) et en Hétérocères (antennes de formes diverses), les premiers renfermant tous les « Papillons de jour ». Un autre système divise les Lépidoptères en Homoneures ou Jugates, caractérisés par le même type de nervation aux deux paires d'ailes avec couplage alaire jugate ou jugo-frénate, et en Hétéroneures ou Frénates, à nervation différente avec couplage de type frénate; ces derniers sont à leur tour partagés en Monotrysiens et Ditrysiens.



M. Boulard

▲ *Rares sont les gynandromorphes bipartis aussi frappants que celui-ci, un* **Imbrasia epimethea** *(l'aile postérieure du côté mâle est caudée), grand Attacidé nocturne largement répandu en Afrique tropicale.*

Nous retiendrons ici l'essentiel des classifications les plus récentes; en vue de recherches plus approfondies, on pourra consulter la bibliographie sommaire à la fin de la partie systématique de ce travail dont le cadre restreint ne nous permet de citer que les familles les plus intéressantes.

Sous-ordre des Homoneures

Les Lépidoptères, appartenant au sous-ordre des Homoneures, se divisent en trois super-familles : Micropterygoidea, Eriocranioidea, Hepialoidea.

Super-famille des Micropterygoidea

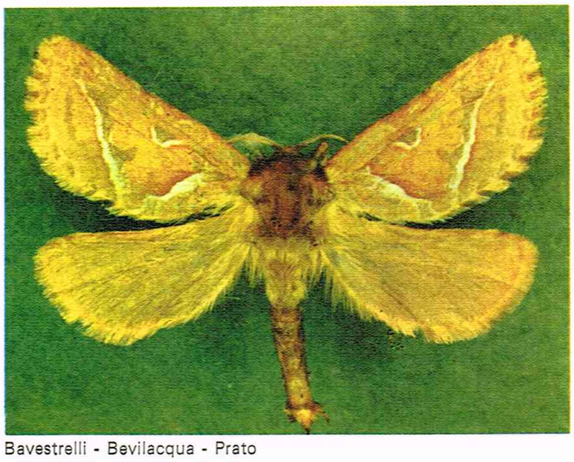
Une seule famille peu nombreuse caractérisée par les pièces buccales broyeuses de l'imago (mandibules dentées et fonctionnelles) est représentée par les **Microptérygidés.** Les *Micropteryx,* petits Lépidoptères longs de 7 à 15 mm, de coloration généralement métallique et de mœurs diurnes, se nourrissent de grains de pollen.

Super-famille des Eriocranioidea

Ce groupe rassemble trois familles. En Europe, on connaît quelques espèces diurnes d'**Ériocraniidés.** De type suceur primitif, elles se caractérisent par des mandibules présentes mais atrophiées, et une trompe fonctionnelle mais rudimentaire. Les chenilles sont à peu près apodes, et mineuses. La chrysalide porte des mandibules saillantes.

Super-famille des Hepialoidea

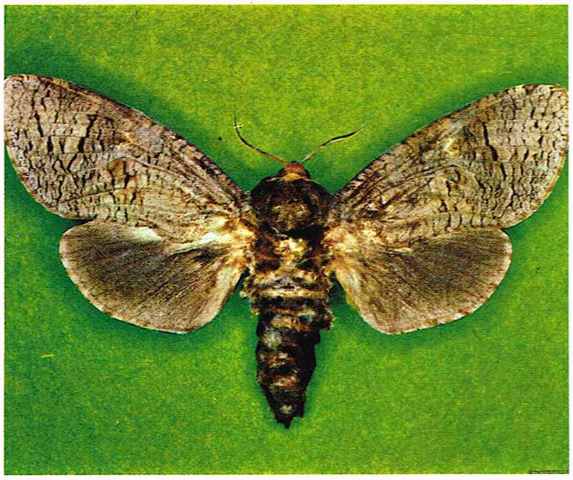
Des trois familles qui la forment, celle des **Hépialidés** est la plus importante. Ce sont des Homoneures de grande taille, aux pièces buccales rudimentaires et non fonctionnelles; leur thorax est très long. Diurne ou nocturne, leur vol est vif, mâles et femelles se recherchant activement. Les œufs, très nombreux, sont disséminés



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ **Triodia sylvina** *(la sylvine) est l'une des hépiales les plus connues de nos régions; son vol est nocturne.*

▶ *Cossus cossus, le cossus gâte-bois, est un gros Papillon nocturne qui s'attaque aux arbres fruitiers ou forestiers, déjà âgés, en y creusant des galeries. La durée de la vie larvaire est de trois ans.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

en vol par la femelle. Les chenilles endogées ou endophytes, au développement très lent parfois puisqu'il s'étale sur plusieurs années, sont souvent nuisibles aux racines des plantes-hôtes où elles creusent des galeries. La chrysalide est mobile. Famille cosmopolite d'environ trois cents espèces, surtout nombreuses dans l'hémisphère austral où elles atteignent une envergure considérable; ses représentants sont souvent brillamment colorés : les ailes antérieures sont lilas rose avec de grandes taches nacrées chez *Leto venus* d'Afrique du Sud, vertes dans le genre *Oenetus,* répandu de l'Australie à la Nouvelle-Calédonie.

Sous-ordre des Hétéroneures

Les Lépidoptères appartenant au sous-ordre des Hétéroneures sont, à leur tour, partagés en deux sections : les *Monotrysiens* et les *Ditrysiens*. Les premiers se caractérisent par la présence chez la femelle d'un orifice génital unique, et se divisent en deux super-familles : Nepticuloidea et Incurvarioidea; chez les seconds, l'orifice génital de la femelle peut être double. Ce groupe se compose d'un très grand nombre de super-familles.

Super-famille des Nepticuloidea

Les **Nepticulidés** comprennent les plus petits Papillons existant et forment une famille cosmopolite d'environ trois cents espèces minuscules, 3 mm d'envergure en moyenne, dont les ailes, à nervation réduite, possèdent de longues franges. Les chenilles, mineuses, creusent des galeries sinueuses, circulaires ou plus rarement linéaires; la nymphose s'effectue dans un cocon.

Super-famille des Incurvarioidea

Les antennes de certaines espèces du groupe peuvent atteindre quatre fois la longueur de l'aile antérieure.

Dans la famille des **Incurvariidés,** certains *Nemophora,* aux antennes particulièrement longues chez le mâle, sont communs et souvent diurnes.

La famille des **Adélidés** comprend des petits Papillons aux antennes filiformes excessivement longues, trois fois la longueur des ailes du mâle. Les mâles se groupent souvent au soleil pour effectuer une sorte de danse nuptiale à proximité d'une femelle posée sur une feuille. Dans nos régions, une trentaine d'espèces des genres *Adela* et *Nemotois* ont des ailes d'un vert bronzé.

Super-famille des Cossioidea

Les caractères de l'unique famille la composant sont une trompe atrophiée, une nervation complète, mais primitive, une aréole aux ailes antérieures.

La famille des **Cossidés** compte environ cinq cent cinquante espèces dans le monde. Les imagos sont nocturnes, et parfois très grands. Les chenilles, endophytes dans des galeries creusées à l'intérieur des troncs, des branches, des racines, ont une croissance très lente, de deux ou trois ans environ. La chrysalide, incomplète, sort partiellement de la galerie au moment de l'éclosion.

Communs en Europe, *Cossus cossus,* le gâte-bois, et *Zeuzera pyrina,* la coquette, sont tous deux nuisibles aux vergers.

Super-famille des Tineoidea

Celle-ci est formée surtout de la famille des **Tinéidés,** qui comprend environ mille huit cents espèces dans le monde. Leur trompe est brève ou rudimentaire, les palpes maxillaires sont coudés, souvent développés, les palpes labiaux pointus, les ailes étroites; elles vivent souvent dans nos maisons où elles sont bien connues sous le nom de « mites ». Les chenilles peuvent être saprophages, se nourrissant de matières d'origine végétale ou animale, farines, lainages, fourrures; la plupart se construisent un fourreau soyeux; la chrysalide, incomplète, repose dans un cocon ou reste dans le fourreau larvaire.

Super-famille des Plutelloidea

Elle compte de nombreuses petites espèces, tels des *Plutella*, des *Lithocolletis,* dont les chenilles sont adaptées morphologiquement à la vie mineuse et parfois nuisibles aux vergers.

Super-famille des Glyphipterygoidea

On lui rattache actuellement la famille des **Sésiidés.** On connaît environ huit cents espèces cosmopolites de Sésies, caractérisées par leurs ailes allongées et étroites, plus ou moins transparentes, et leur abdomen annelé de couleurs vives, terminé par une touffe de poils; la plupart des espèces sont diurnes, butinant d'un vol vif sur les fleurs comme des Hyménoptères qu'elles mimétisent souvent de remarquable façon, ressemblance d'où l'on a parfois tiré leurs noms. Les chenilles, dans leur grande majorité xylophages, vivent généralement deux ans dans des galeries. Les chrysalides, aux trois premiers urites soudés, sont incomplètes.

Super-famille des Psychoidea

Ces petits Lépidoptères dépourvus de trompe présentent un très grand dimorphisme sexuel; les mâles, aux antennes très pectinées et au corps très velu, sont ailés et de coloration uniformément brune ou blanchâtre, alors que les femelles sont aptères ou à ailes très atro-



G. Mazza

▶ *Teigne des vêtements, connue sous le nom de « mite », sur un lainage.*

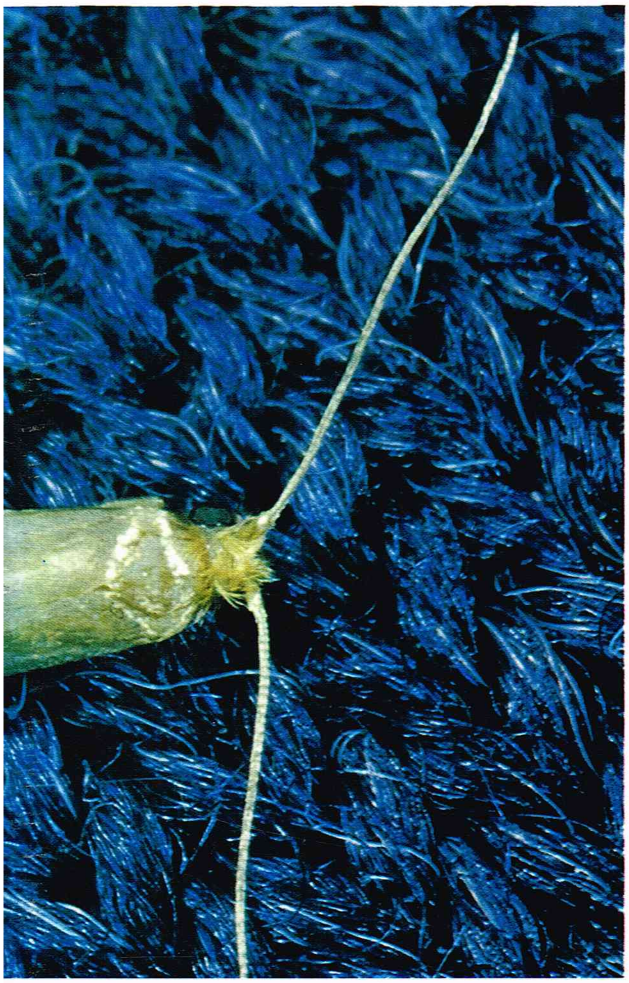
phiées, et pourvues d'un ovipositeur extrêmement long. Les chenilles, phytophages, s'abritent dans un fourreau de soie parfois volumineux recouvert de débris, de Végétaux, de sable, etc. Ces fourreaux, de forme spécifique, protègent ensuite la chrysalide. Beaucoup de femelles restent au fourreau durant l'accouplement (l'abdomen du mâle peut s'allonger considérablement) et même pour la ponte. Les œufs sont mous. Des cas de parthénogenèse ne sont pas rares dans ce groupe.

De la famille des **Psychidés** il existe environ cinq cents espèces, dont le dixième habite nos régions. La plupart des mâles sont diurnes et ne vivent que très peu de temps comme les petits *Oreopsyche,* aux ailes parfois hyalines, volant comme des mouches à la recherche des femelles, dont les fourreaux sont cachés dans la végétation basse. Les grands *Oiketicus* africains sont par contre nocturnes.

Super-famille des Tortricoidea

Ce sont des Lépidoptères aux palpes maxillaires très réduits et aux palpes labiaux d'ordinaire obtus ; ce groupe est très important car il est fréquemment « nuisible » aux cultures.

La famille des **Tortricidés** comporte environ quatre mille cinq cents espèces de Tordeuses dont plus de cinq cents habitent l'Europe. Elles se distinguent des autres Microlépidoptères par la forme plus ou moins trapézoïdale des ailes antérieures ; les mâles ont souvent un organe odorifique dans le repli costal des ailes. Les chenilles souvent très agiles vivent généralement dans des feuilles tordues ou enroulées à l'aide de fils de soie, d'où leur nom de Tordeuses ; d'autres sont endophytes, spécialement dans des fruits et des bourgeons, quelques espèces, enfin, sont cécidogènes. Les espèces des genres *Enarmonia, Laspeyresia, Evetria* et *Sparganothis* sont particulièrement nuisibles aux pommiers, aux pois, aux pinèdes, à la vigne, tandis que *Tortrix viridana,* la tordeuse du chêne, très reconnaissable à ses ailes antérieures vert clair, peut défolier des forêts entières lorsque sa chenille prolifère.



La famille des **Bucculatricidés** comprend environ six cents espèces dans le monde, et est représentée dans nos régions par de petits Papillons aux ailes étroites et pauvrement nervurées appartenant surtout aux genres *Bucculatrix* et *Leucoptera.*

Parmi les espèces exotiques, *Perileucoptera coffeella,* de la région néo-tropicale, est une mineuse du caféier.

Super-famille des Castnioidea

Une seule famille caractérisée par le renflement en massue des antennes, celle des **Castniidés.**

Les *Castnia* sont grands et souvent brillamment colorés, avec leur trompe généralement développée, ils ressemblent un peu aux Rhopalocères ; toutefois, leur nervation de même que leurs stades pré-imaginaux sont encore primitifs. On en connaît environ cent soixante espèces, des régions néo-tropicale, australienne et indo-malaise. Leurs chenilles sont généralement endophytes de Monocotylédones.

Super-famille des Hyponomeutoidea

Ce sont de petits Lépidoptères aux palpes maxillaires réduits et aux labiaux dressés ou porrigés ; leur nervation est complète.

La famille des **Hyponomeutidés** comprend un millier d'espèces, souvent de couleurs vives ; les mâles sont pour la plupart pourvus de deux touffes de poils sous le huitième urite. Au repos, l'Insecte tient curieusement le corps relevé, s'appuyant sur les quatre pattes antérieures. Les chenilles mineuses ou ectophytes, parfois grégaires, au moins à certains stades, vivent alors dans un nid soyeux tissé sur un rameau. Certaines espèces du groupe sont des plus nuisibles aux vergers comme *Hyponomeuta malinella,* la teigne des pommiers, aux ailes antérieures d'un blanc brillant, ponctuées de noir.

Super-famille des Copromorphoidea

Elle ne compte en Europe que la famille des **Ornéodidés** caractérisés par leurs ailes profondément divisées, suivant les nervures, en six ou sept lanières frangées aux deux bords. Les chenilles sont souvent endophytes et parfois cécidogènes.

Super-famille des Gelechioidea

Ce très vaste groupe de teignes comprend plusieurs milliers d'espèces dont nous retiendrons d'abord les **Géléchiidés** *Platyedra gossypiella,* répandu partout dans les plantations de coton où il endommage parfois plus de la moitié des récoltes, et *Sitrotoga cerealella,* nuisible aux céréales, dans les champs comme dans les granges.

La famille des **Coléophoridés** est formée d'environ six cents petits Lépidoptères, à ailes étroites et pointues longuement frangées, dont les chenilles sont mineuses au premier stade, puis vivent dans un fourreau servant à la chrysalidation après fixation à un support.

Super-famille des Pterophoroidea

C'est un groupe de curieux Lépidoptères à trompe bien développée et aux ailes généralement divisées en deux ou trois lobes étroits et plumeux, aux pattes longues et grêles munies d'éperons.

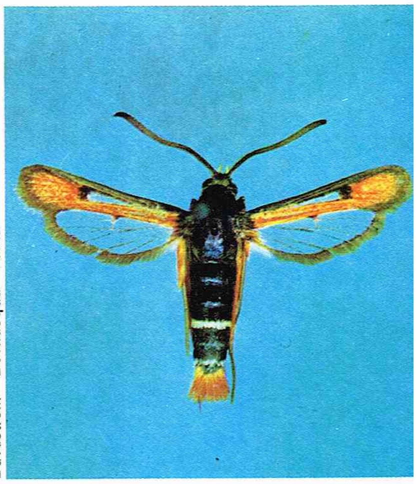
La famille des **Ptérophoridés** compte environ six cents espèces, qui ressemblent aux Ornéodidés, mais aux lobes alaires moins nombreux. Leur vol est surtout crépusculaire. Parmi nos espèces indigènes communes, citons *Pterophorus monodactylus* et *Alucita pentadactyla,* hôtes du liseron.

Super-famille des Pyralidoidea

Elle comprend surtout les Pyralidés et les Thyrididés aux pattes longues et grêles.

La famille des **Pyralidés** est l'une des plus vastes de l'ordre avec une dizaine de milliers d'espèces, dont plus de cinq cents habitent l'Europe ; elles sont d'ordinaire de taille petite à moyenne, hormis quelques géantes exotiques ; les palpes maxillaires sont très développés chez elles.

Les *Ephestia* (Phycitinés) et la plupart des Pyralidines peuvent vivre aux dépens de denrées alimentaires, comme *Asopia farinalis* ou teigne des farines, cosmopolite. Les Hydrocampinés peuvent avoir des chenilles aquatiques, avec ou sans trachéo-branchies ; le cocon est parfois



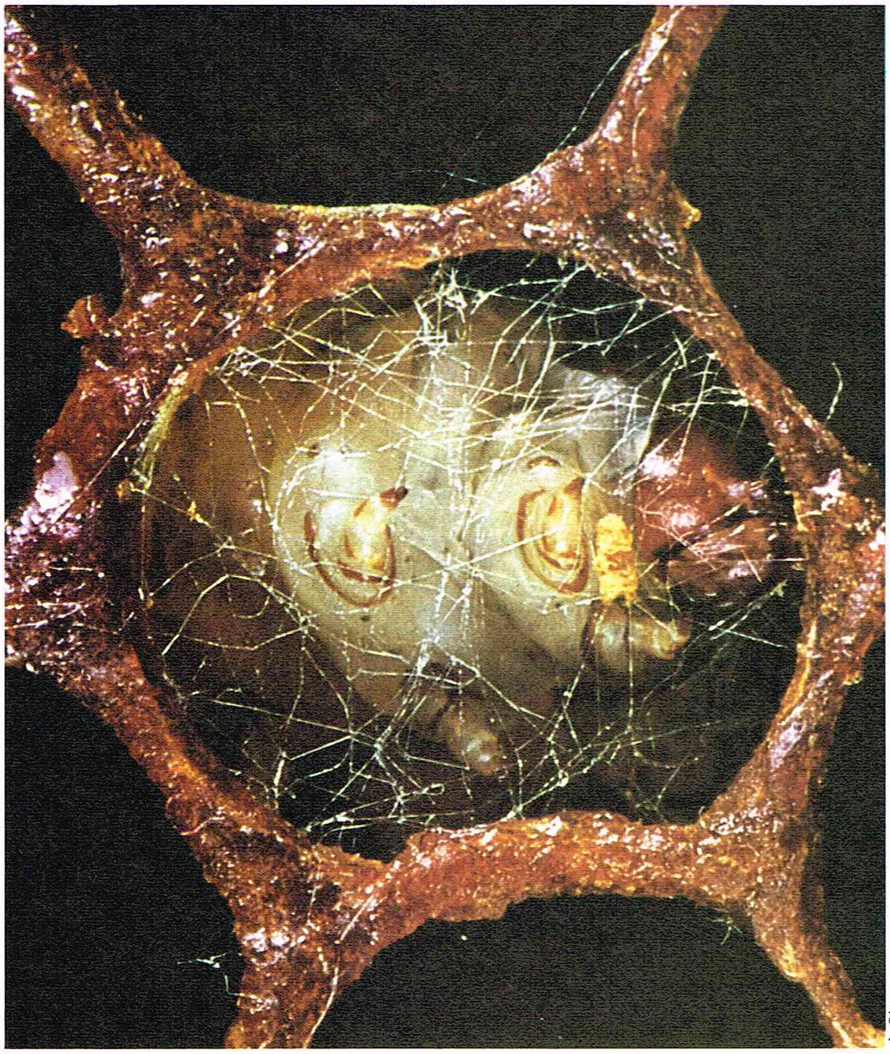
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Chamaesphecia chrysidiformis** ***présente comme la plupart des Sésiidés un abdomen annelé terminé par une touffe de poils.***



I. Bucciarelli

▲ **Plutella maculipennis,** ***petit Lépidoptère cosmopolite nuisible aux Crucifères.***



▲ *Larves de* **Galleria melonella** *(la teigne de cire) logeant dans un alvéole de cire d'abeille.*

J. Six

immergé. L'espèce la plus répandue en est *Nymphula nymphaeata,* aux dessins alaires complexes.

Parmi les Pyraustinés qui comptent trois mille cinq cents espèces, citons *Pyrausta nubilalis,* la pyrale du maïs, paléarctique, mais introduite aux États-Unis, où elle s'est largement répandue dans le « Corn-Belt », et *Nomophila noctuella,* nuisible aux Légumineuses fourragères, cosmopolite et migratrice ; ne la trouve-t-on pas à plus de 3 000 m sur les hauts sommets éthiopiens !...

Les Crambinés sont surtout inféodés aux Graminées et chez les Schoenobiinés, les *Acentropus* ont des mœurs presque totalement aquatiques, notamment *A. niveus,* aux femelles normalement ailées ou microptères ; ces dernières, à respiration cutanée, nagent en s'aidant de leurs pattes à longs poils. L'accouplement a lieu alors à la surface de l'eau. La chrysalide femelle est également dimorphe.

La famille des **Thyrididés** est une famille tropicale d'environ six cents espèces, surtout représentée en Europe par le petit *Thyris fenestrella* aux ailes festonnées, ornées de fenêtres hyalines. Les chenilles sont souvent endophytes.

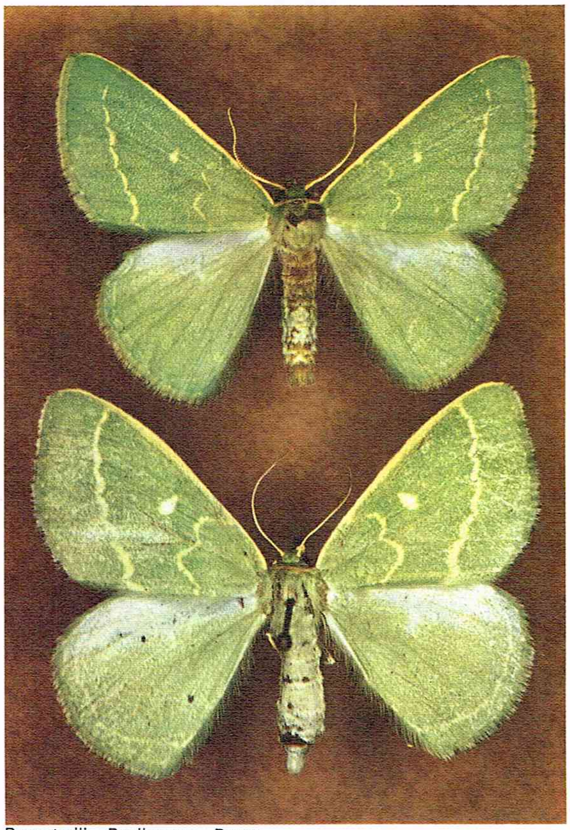
Super-famille des Geometroidea

Elle se caractérise par des antennes souvent bipectinées chez le mâle, presque toujours simples chez la femelle, gracile, une trompe généralement présente, un chaetosema et, presque toujours, une paire d'organes tympanaux sur le premier urite.

Une seule famille, les **Géométridés,** compte douze mille espèces, dont trois mille dans la région paléarctique, aux ailes larges et fragiles, souvent homochromes des écorces. Dans certains genres, les femelles sont brachyptères ou aptères. Les Papillons sont ordinairement nocturnes.

Les chenilles sont pour la plupart caractérisées morphologiquement par la disparition des trois premières paires de pattes abdominales, d'où leur démarche si particulière d' « arpenteuses » ou « géomètres » ; immobiles, au repos, dressées sur les deux dernières paires de pattes, elles ressemblent beaucoup à des branchettes desséchées. Les chrysalides sont succeintes. La famille est subdivisée en une demi-douzaine de sous-familles, comprenant pour la plupart des espèces aux ailes grisâtres avec des rayures dentées transversales. Un Géométriné, *Abraxas grossulariata,* la zérène du groseillier,

▶ *A gauche, deux exemplaires d'***Euchloris smaragdaria** *(en haut, le mâle ; en bas, la femelle), l'une de nos plus belles espèces de géomètres ; sa chenille se camoufle sous des fragments de feuilles fixés, par quelques fils de soie, aux protubérances crochues qu'elle porte ; à droite,* **Urania leilus** *est une brillante espèce néotropicale ; de mœurs diurnes, d'autres Uranides vivent à Madagascar et sur la côte orientale d'Afrique.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

eurasiatique, produit la mutation récessive, *dohrni*, précieuse aux généticiens, et dont la répartition chromosomique est dite de type *Abraxas*. Les curieuses hibernies n'apparaissent qu'en automne et en hiver, les femelles sont aptères ; leurs chenilles peuvent causer des ravages considérables aux arbres forestiers ou fruitiers. La géomètre du bouleau, *Biston betularia*, est bien connue par sa mutation mélanique *carbonaria*. Enfin les quelques espèces du genre *Archiaearis* ou *Brephos*, au vol élevé, capricieux et diurne, éclosant en mars-avril dans les bois de bouleaux, constituent à elles seules une petite sous-famille.

Super-famille des Uranioidea

Elle comprend quelques familles de distribution essentiellement tropicale, se distinguant de la précédente surtout par la nervation. On range dans la famille des **Uraniidés** quelques-uns des plus beaux Papillons existant, diurnes, grégaires et souvent migrateurs.

Super-famille des Drepanoidea

Ce sont de délicats petits Lépidoptères, aux antennes pectinées ou non, avec les organes tympanaux du premier urite particuliers.

On lui rattache la famille des **Drépanidés**, qui compte environ trois cent cinquante espèces et qui est surtout représentée en Europe par quelques *Drepana* aux ailes antérieures d'ordinaire falciformes, et celle des **Thyatiridés**, groupe eurasiatique d'espèces proches des noctuelles, dont elles diffèrent par la nervation comme le joli *Thyatira batis*, la batis, aux ailes antérieures ornées de taches roses. Les **Axiidés** sont représentés dans la région méditerranéenne par la délicate espèce *Axia margarita*.

Super-famille des Bombycoidea

Elle compte actuellement neuf familles, groupant environ trois mille cinq cents espèces dépourvues de chaetosema, de palpes maxillaires et d'organes tympanaux ; la trompe est rudimentaire ou nulle, non fonctionnelle à de rarissimes exceptions près. Les antennes sont largement pectinées et garnies de sensilles chez le mâle. Le frein est réduit, ou nul, mais la dilatation humérale est souvent considérable. Ce sont des espèces velues, parfois de grande taille, généralement nocturnes. Le dimorphisme sexuel est souvent considérable. Les chenilles de forme variable, souvent poilues ou munies de tubercules, se chrysalident dans un cocon soyeux, ou en terre.

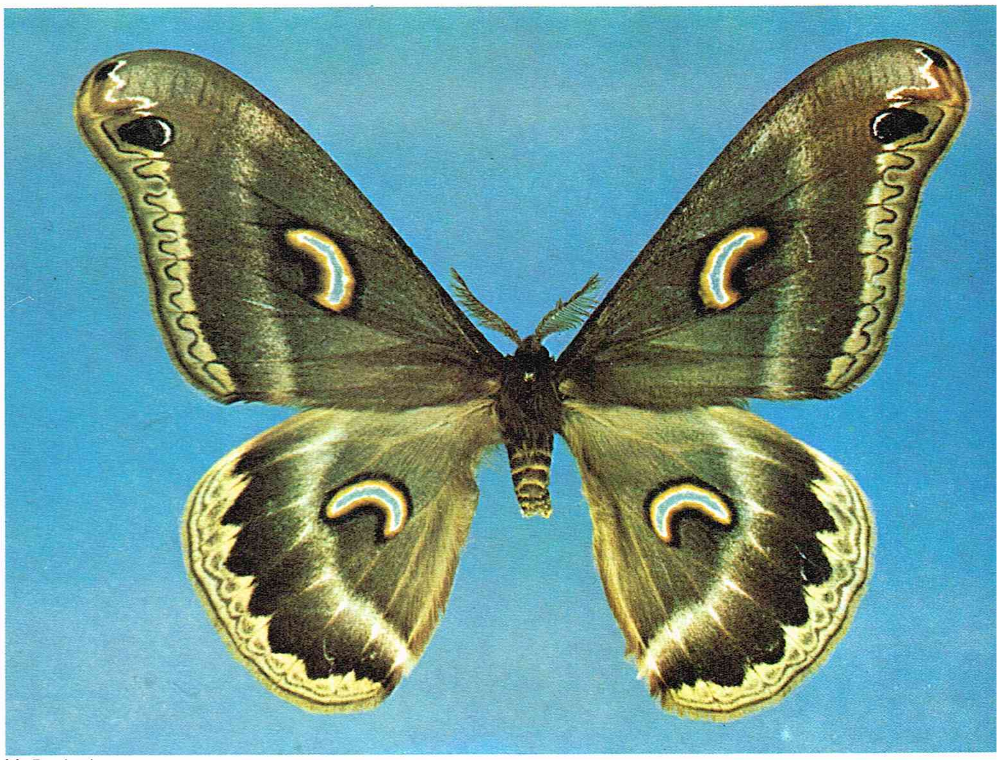
La famille des **Endromididés** est réduite à une seule espèce paléarctique printanière, le beau versicolore, *Endromis versicolora*, dont la chenille glabre et verte vit surtout sur le bouleau.

Les **Lasiocampidés** sont plus nombreux avec mille deux cents espèces dans le monde, dont quelques dizaines habitent l'Europe. Assez grands en général, ces Lépidoptères, pour la plupart nocturnes, sont surtout caractérisés par la dilatation humérale et les deux nervures anales de l'aile postérieure. Leurs chenilles sont velues et parfois urticantes. La feuille morte du chêne, *Gastropacha quercifolia*, étrangement semblable au repos à une feuille morte de chêne, est souvent commune dans nos régions.

La famille des **Bombycidés**. Des quelque trois cents espèces exotiques formant cette famille, la plus célèbre est évidemment le ver à soie, *Bombyx mori*, domestiqué en Chine depuis quatre mille cinq cents ans environ, et introduit en France sous le règne d'Henri IV.

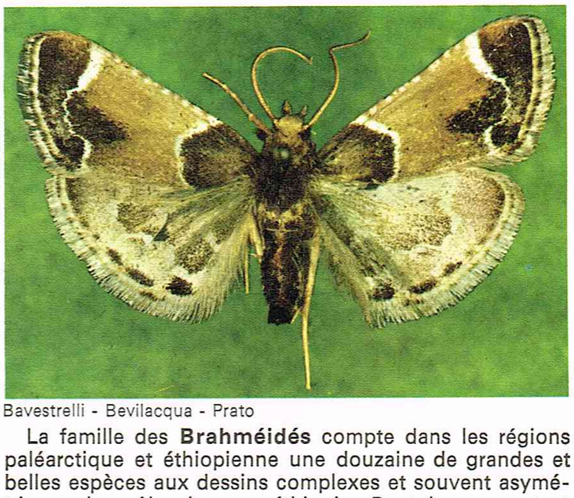
La famille des **Lémoniidés** n'est représentée, dans la zone paléarctique, que par l'unique genre *Lemonia*, comptant moins d'une quinzaine d'espèces, dont deux françaises, au vol rapide et saccadé.

La famille des **Attacidés** ou **Saturniidés** comprend de belles espèces, aux ailes souvent ornées d'ocelles discoïdaux à fenêtres hyalines ; en outre, les branches du peigne antennaire, surtout développées chez le mâle, sont situées dans un même plan. Les chenilles sont souvent épineuses ou sétifères, les chrysalides sont endogées ou vivent dans un cocon. La sous-famille principale des Attacinés compte un millier d'espèces dans le monde ; certaines d'entre elles sont véritablement géantes, tels les *Attacus* asiatiques et les *Archaeoattacus* d'Australie et de Nouvelle-Guinée, pouvant atteindre 300 mm d'envergure. Répandu de l'Afrique du Nord à travers l'Europe méridionale jusqu'en Iran, le grand-paon-de-nuit, *Saturnia pyri*, est le plus grand de nos Lépidoptères indigènes. Sa belle chenille se trouve surtout sur les arbres fruitiers. Quant à *Graellsia isabellae*, c'est un magnifique nocturne très localisé dans les Alpes du S.-E. en France et dans les sierras espagnoles. Seul représentant en Europe des Actiens, aux ailes postérieures couchées et de coloration verte ou jaune, un Agliiné, la hachette, *Aglia tau*, est commun au printemps en plein jour dans nos forêts. Enfin, les Hémileucinés, Arsénurinés et Adélocéphalinés représentent le groupe en Amérique, les Salassinés en Asie, et les Ludiinés en Afrique ; ces derniers, de petite taille, présentent un grand dimorphisme sexuel.



M. Boulard

▲ **Epiphora elianae** *est un Attacidé, récemment découvert dans les hautes montagnes de l'Éthiopie, capable, malgré la brièveté de sa trompe, d'absorber dans les flaques des routes ou des sentiers un peu d'eau, rejetée aussitôt par l'anus.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

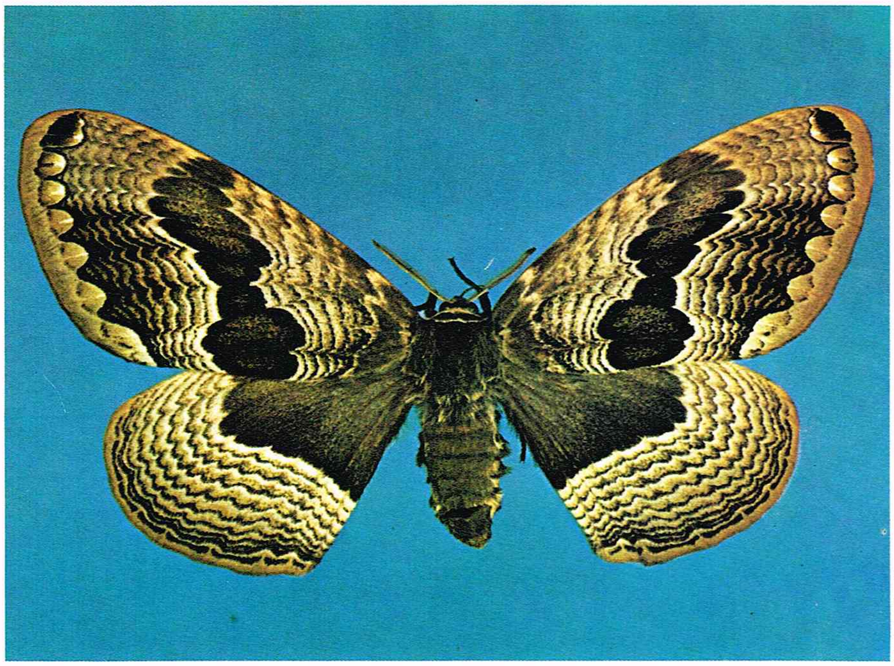
◀ **Asopia farinalis** *est une Pyrale cosmopolite des plus nuisibles, en particulier aux farines, aux pâtes, etc.*

La famille des **Brahméidés** compte dans les régions paléarctique et éthiopienne une douzaine de grandes et belles espèces aux dessins complexes et souvent asymétriques ; les mâles du genre éthiopien *Dactyloceras* portent des touffes de poils odoriférants à la base du premier segment abdominal.

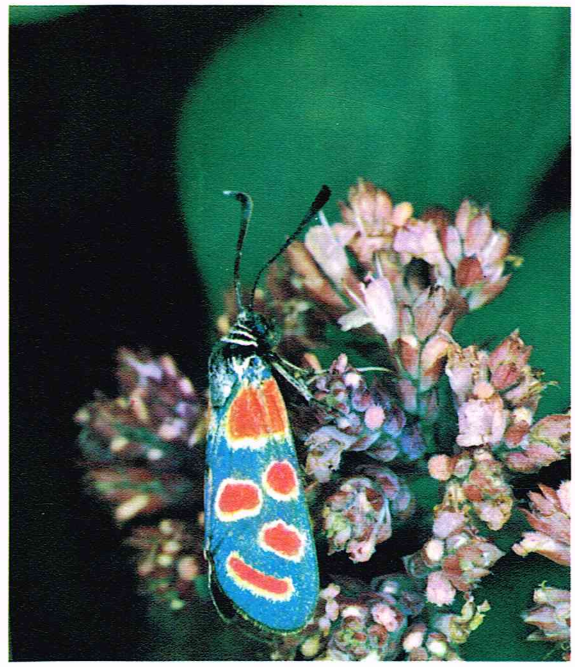
Ressemblant aux **Lasiocampidés**, citons encore les **Euptérotidés**, avec trois cents espèces, que l'on trouve en Asie et surtout en Afrique où volent les grands *Jana*.

Super-famille des Sphingoidea

Une seule famille homogène, celle des **Sphingidés**, réunit, au sein de deux grandes sous-familles, un millier d'espèces, de moyenne ou grande taille (200 mm chez les *Cocytius* américains), crépusculaires ou nocturnes. Le corps est volumineux et conique, les ailes antérieures sont allongées, triangulaires et d'ordinaire pointues. Les

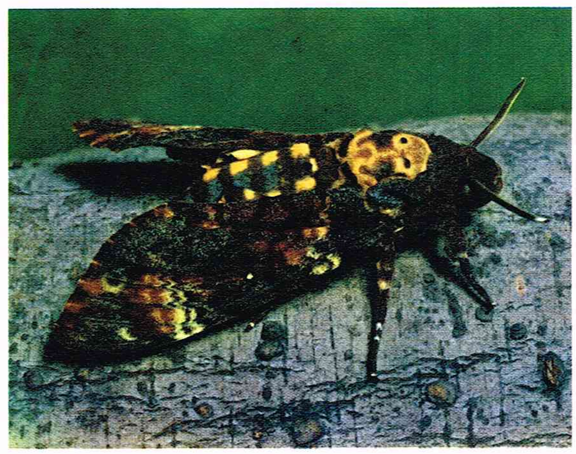


M. Boulard



I. Bucciarelli

▲ *A gauche,* **Brahmaea ledereri** *appartient aux Brahméides, proches des Attacidés, mais reconnaissables aux dessins compliqués de leurs ailes; à droite,* **Zygaena carniolica,** *fréquente dans les régions calcaires; ses antennes en forme de massue sont caractéristiques du groupe des Zygènes (spécimen agrandi).*



C. Bevilacqua

▶ **Acherontia atropos,** *le célèbre sphinx-tête-de-mort, doit son nom vernaculaire au dessin jaunâtre qui orne le dos de son thorax; cette espèce commune en Afrique et en Asie, migratrice durant la belle saison en Europe, est friande de miel (réduction de 1/4).*

antennes sont presque toujours fusiformes, parfois dentées ou pectinées. La trompe peut être très longue (280 mm), courte chez *Acherontia* ou même atrophiée et non fonctionnelle chez les *Smerinthus*. Les imagos, de coloration variable, souvent plus vive aux ailes postérieures, ont un vol puissant, rapide et bourdonnant et sont capables de s'immobiliser en vol au-dessus des corolles pour y plonger leur trompe; certaines espèces peuvent effectuer de longues migrations. La plupart des chenilles du groupe possèdent une corne sur le dos du huitième segment abdominal. Au repos, ces chenilles soulèvent la partie antérieure du corps, ressemblant ainsi un peu au sphinx égyptien, d'où leur nom. Les chrysalides, dont la trompe est parfois libre dans un étui saillant et recourbé, sont endogées ou plus rarement, à la surface du sol, enveloppées dans un cocon lâche.

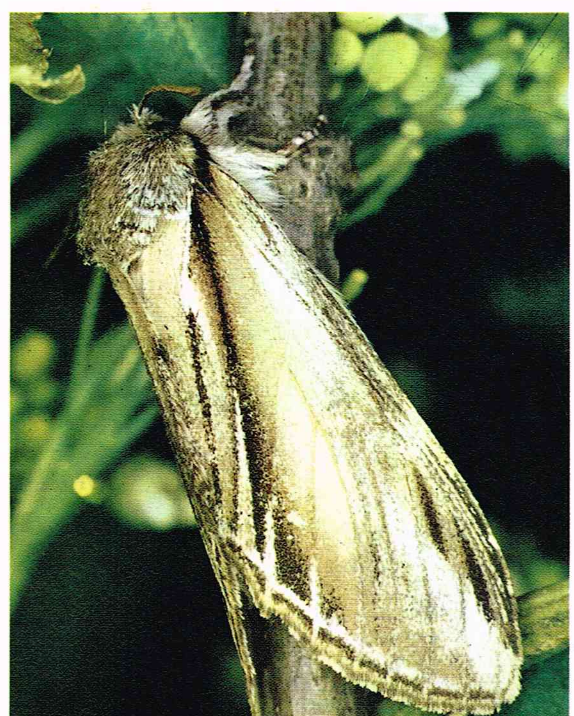
De la trentaine de Sphingidés européens, citons deux Sphinginés, le sphinx-tête-de-mort, *Acherontia atropos,* largement répandu dans l'Ancien Monde, qui émigre au printemps de l'Afrique tropicale en Europe jusqu'en Scandinavie, où toutefois il ne peut se perpétuer, et le sphinx de l'euphorbe, *Hyles euphorbiae,* qui s'hybride parfois avec les espèces voisines, et un Macroglossiné, le petit moro-sphinx, *Macroglossum stellatarum,* diurne au vol très rapide.

Super-famille des Cochlidioidea

Elle compte cinq familles, dont la plus importante, seule présente en Europe, est celle des **Cochlidiidés.** Ces Lépidoptères aux ailes arrondies souvent brunes et vertes sont de taille petite ou moyenne, à trompe souvent atrophiée. Les chenilles, à tête rétractile, courtes et trapues, testudiniformes ou limaciformes, d'où leur nom, ont leurs pattes et leurs fausses-pattes remplacées par des ventouses; elle portent fréquemment de longs tubercules épineux très urticants. La chrysalide repose dans un cocon arrondi, mais operculé en vue de la sortie du Papillon. Il en existe un millier d'espèces qui sont surtout tropicales.

Super-famille des Zygenoidea

Ils se caractérisent par des antennes le plus souvent en forme de massue ou filiformes, un chaetosema, des palpes labiaux, une trompe et un frein ordinairement présents et développés. Dans nos régions, deux familles, celle des **Hétérogynidés,** groupe peu nombreux, aux femelles aptères, ne quittant pas leur cocon à l'instar des Psychidés, et celle des **Zygénidés,** aux antennes d'ordinaire renflées en massue et aux ailes droites et allongées, de coloration en partie métallique. Les quelque huit cents espèces qui la composent, dont trois douzaines environ en France, sont des *Procris,* le plus souvent d'un vert ou d'un bleu brillant, et des *Zygaena*.



I. Bucciarelli

▶ *La « porcelaine »,* **Pheosia tremula,** *au repos sur une tige; sa chenille vit surtout sur les saules et le tremble comme celles de beaucoup de Notodontidés (× 2).*

Super-famille des Notodontoidea

Elle rassemble deux familles en Europe.

Les représentants des **Notodontidés** sont des Papillons nocturnes singulièrement homomorphes ou homochromes de leur support quand ils sont au repos. Les antennes sont généralement pectinées chez les mâles, la trompe est très réduite, ils possèdent une paire d'organes tympanaux thoraciques. Le bord interne de l'aile antérieure peut porter une sorte de dent écailleuse, d'où le nom de la famille. Les chenilles, le plus souvent glabres, ont fréquemment une forme extraordinaire et leurs fausses-pattes anales peuvent être transformées en une paire d'appendices longs et grêles d'où sortent, en cas de danger, deux longs filaments mobiles rouge vif ; de même, la glande jugulaire peut projeter à distance un liquide corrosif, chez *Cerura* par exemple. Les chrysalides se trouvent dans un cocon de soie souvent très dur et fixé aux troncs.

La famille des **Thaumétopoéidés** est une famille cosmopolite de deux mille espèces, dont il n'existe dans nos régions que très peu d'exemplaires et dont les chenilles se déplacent en longues files derrière une seule chenille-guide, d'où leur nom de Processionnaires. Elles sont urticantes et construisent de gros nids soyeux. En France, trois espèces de *Thaumetopoea* sont nuisibles aux forêts de chênes et de Conifères.

Super-famille des Noctuoidea

C'est la plus vaste de toutes avec plus de trente mille espèces en grande majorité nocturnes.

La famille des **Arctiidés** compte environ huit mille espèces, essentiellement néotropicales et orientales, aux ailes souvent brillamment ornées et colorées. Leur vol est nocturne ou diurne ; leurs chenilles, dites oursonnes, sont généralement très velues. Les Cténuchinés comprennent environ deux mille espèces, en majorité néotropicales, parfois mimétiques d'Hyménoptères. Les Arctiinés comprennent de belles espèces, ainsi *Arctia caja,* l'écaille-martre ou « hérissonne », et *A. villica,* l'écaille fermière.

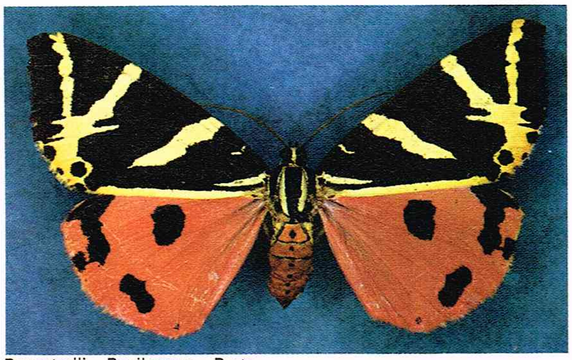
La famille des **Lymantriidés** compte la plupart des espèces du groupe présentant un important dimorphisme sexuel ; les femelles sont parfois brachyptères ou aptères. La trompe est réduite. Le vol est diurne chez certaines espèces. Les chenilles, avec des pinceaux de soies urticantes, et des tubercules glanduleux sur les urites cinq et sept, sont souvent nuisibles aux essences forestières ou aux vergers. Il existe environ mille huit cents espèces dans le monde, localisées surtout dans les régions éthiopienne et orientale. L'espèce la plus commune chez nous est *Lymantria dispar ;* elle se caractérise par un grand dimorphisme sexuel. Chez les petits *Orgyia,* les femelles sont presque aptères.

La famille des **Agaristidés** groupe des espèces tropicales, aux vives couleurs, souvent diurnes ; l'extrémité de leurs antennes est plus ou moins renflée.

La famille des **Noctuidés** est une famille cosmopolite ; on connaît plus de vingt mille espèces de noctuelles, dont environ sept cents habitent l'Europe. Ce sont des Lépidoptères de taille moyenne, sauf exceptions (280 mm chez *Thysania agrippina* du Brésil), et d'aspect assez uniforme. La trompe est généralement bien développée, les antennes filiformes et les tibias postérieurs pourvus d'une paire d'éperons. Les imagos sont pour la plupart nocturnes et volent rapidement ; au repos, ils tiennent leurs ailes à plat ou en toit, mimétisant souvent un petit morceau de bois. Les chenilles sont en général glabres, se chrysalidant au sol. Les noctuelles sont divisées en nombreuses sous-familles, réunies en deux groupes principaux : les Trifides, dont la nervure 5 (M2) des ailes postérieures est incomplète ou remplacée par un pli, et les Quadrifides chez lesquels cette même nervure est bien développée.

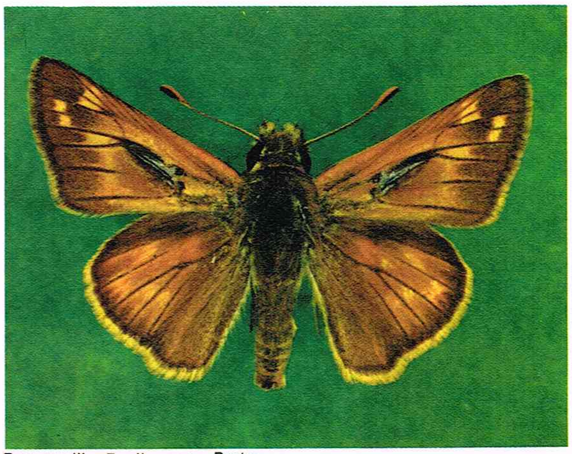
Super-famille des Hesperioidea

La famille des **Hespériidés** est représentée par des Papillons de petite taille, en général à grosse tête, aux antennes très écartées et d'ordinaire claviformes et pointues. Il n'y a pas de frein, les ailes antérieures sont triangulaires, toutes les nervures partant séparément de la cellule ; les ailes postérieures sont plus ou moins arrondies, parfois caudées. Les ailes sont généralement brunes ou noirâtres, avec des taches claires, mais certaines espèces tropicales sont brillamment colorées. Les antérieures du mâle portent fréquemment une androconie. Le vol rapide et saccadé est généralement diurne. Les chenilles, au prothorax rétréci, sont ordinairement glabres, avec des glandes cirières à sécrétion hydrofuge ; elles vivent en général dans des feuilles enroulées. La chrysalide cylindro-conique est suspendue ou se trouve dans un léger cocon. Les Hespériidés comptent environ trois mille espèces dont un peu plus de quarante habitent l'Europe ; ils fournissent, au contraire, près de la moitié du nombre des Papillons diurnes dans la région néotropicale.



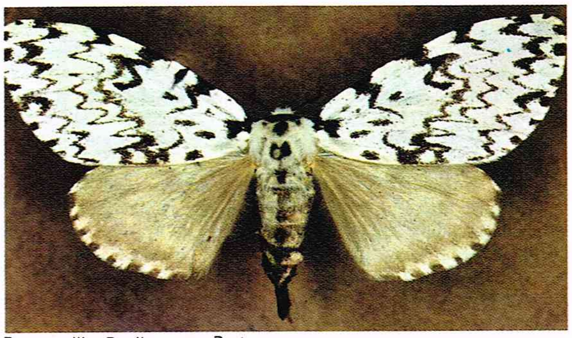
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ Callimorpha quadripunctaria, *l'écaille chinée, est commune partout en été ; il en existe une forme à ailes inférieures jaunes,* lutescens, *fréquente en Normandie et en Bretagne.*



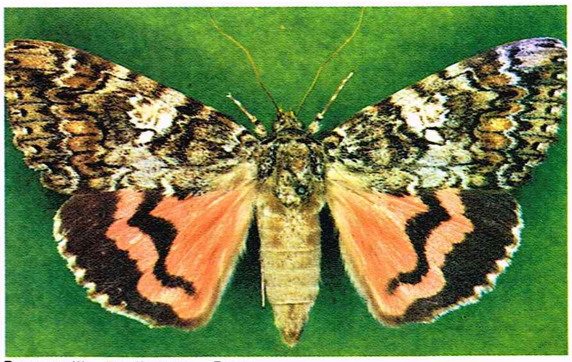
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ Hesperia comma *est l'une des Hespéries les plus communes dans nos bois et nos prairies, durant la belle saison ; il convient de remarquer le trait androconial oblique et sombre des ailes antérieures.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ Lymantria monacha, *la nonne, est parfois nuisible aux forêts de Conifères lorsqu'elle y prolifère (× 1,5).*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ Mormonia sponsa *est une likenée fréquente en été dans les bois de chênes ; de jour, au repos, elle est très homochrome de l'écorce des troncs ; effrayée, elle s'envole rapidement, montrant alors la couleur rouge de ses ailes postérieures.*

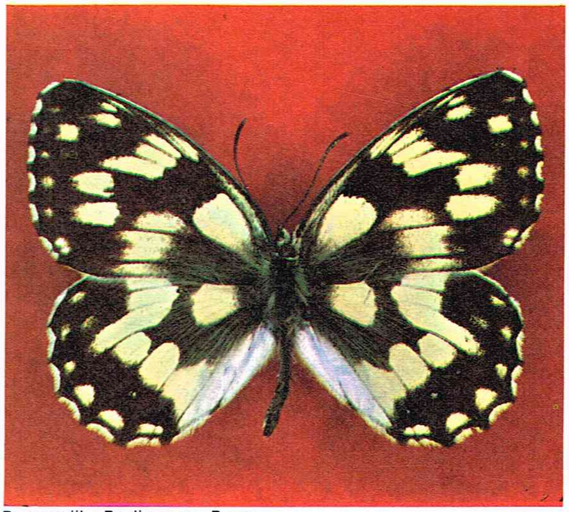
▶ **Agapetes galathea,** *le demi-deuil, commun partout dans nos régions, est un représentant de la famille des Satyridés.*

Super-famille des Papilionoidea

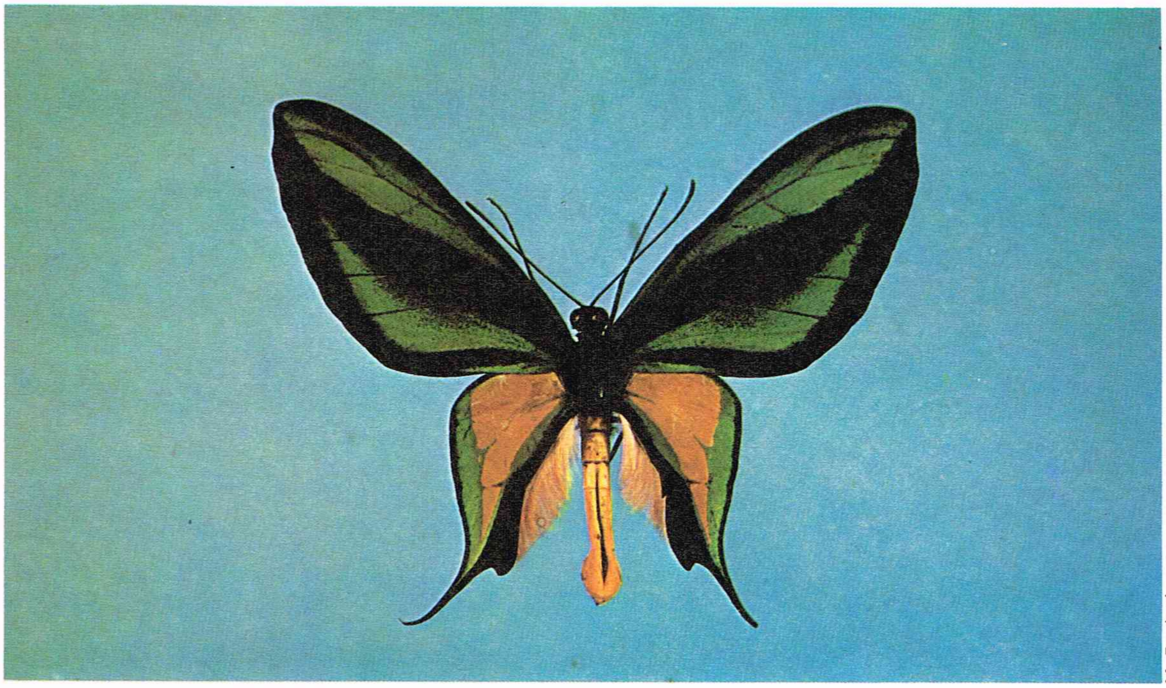
Celle-ci comprend tous les Rhopalocères, caractérisés par leurs antennes en forme de massue et par l'absence de frein. Les imagos sont diurnes, sauf quelques espèces exotiques, et au repos tiennent leurs ailes relevées sur le dos. Les chenilles sont souvent épineuses; les chrysalides, nues, à l'exception par exemple des *Parnassius,* sont fréquemment succeintes ou suspendues. Groupe ubiquiste, il est surtout bien représenté sous les tropiques, mais compte, dans toute l'Eurasie, moins de cinq cents espèces.

La famille des **Papilionidés** est représentée par de beaux Lépidoptères de moyenne ou grande taille, aux ailes postérieures souvent caudées, leurs pattes antérieures sont complètement développées et fonctionnelles. Les chenilles, d'aspect variable, sont pourvues sur le prothorax d'un organe défensif exsertile, bifurqué et odoriférant, l'*osmeterium*. Les chrysalides, fréquemment succeintes, peuvent porter deux pointes céphaliques.

Les Papilionidés (environ six cents espèces) sont cosmopolites mais sont éminemment tropicaux : une douzaine d'espèces seulement habitent l'Europe. On les divise en trois sous-familles : Papilioninés, Zérynthiinés et Parnassiinés. Celle des Papilioninés est la plus vaste; la plupart d'entre eux possèdent à l'aile postérieure une queue, comme notre *Papilio machaon,* le grand porte-queue.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



M. Boulard

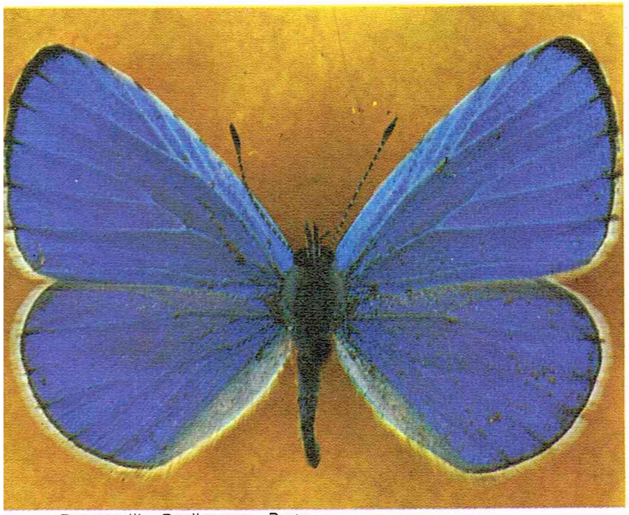
▶ **Ornithoptera paradisea,** *mâle, est l'un des plus beaux Papillons connus; l'espèce habite la Nouvelle-Guinée où sa capture a été interdite.*

On connaît, chez les *Papilio,* de nombreux cas de mimétisme, limités le plus souvent à la femelle comme chez l'espèce éthiopienne *P. dardanus,* au polymorphisme également considérable. A ce groupe appartiennent aussi les splendides *Ornithoptera,* indo-malais, de grande taille, au dimorphisme sexuel très accusé. Les Zérynthiinés aux ailes festonnées comprennent quelques jolies espèces paléarctiques et orientales, deux de ces « Thaïs » vivent en France méridionale. Enfin, les Parnassiinés sont représentés chez nous par trois espèces monovoltines du genre *Parnassius,* caractéristiques des zones montagneuses de l'hémisphère boréal, avec leurs ailes blanches plus ou moins hyalines, très souvent tachées de noir et de rouge. L'abdomen des femelles fécondées porte un *sphragis,* sorte de poche anale cornée de forme spécifique, sécrétée par le mâle pendant l'accouplement.

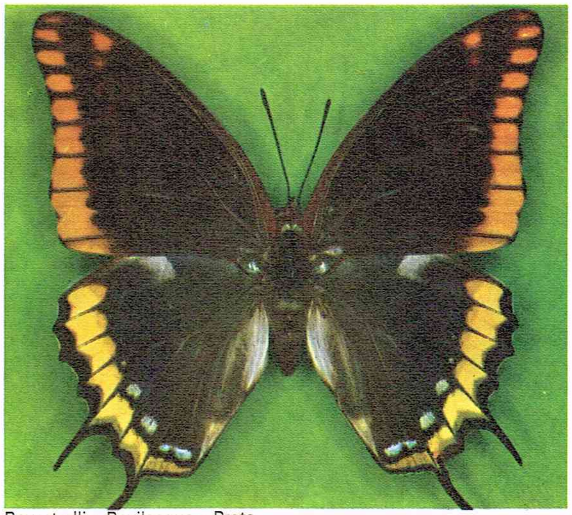
L'apollon, *Parnassius apollo,* est le plus répandu; il habite la plupart des régions montagneuses d'Europe continentale, de la Scandinavie à l'Andalousie et jusqu'en Asie centrale; ses variations géographiques sont importantes; il est en voie d'extinction dans certaines régions. La chrysalide est couverte d'une pruinosité blanchâtre, et repose dans un léger cocon.

La famille des **Piéridés** groupe des Lépidoptères aux ailes généralement blanches, jaunes ou orangées, avec des taches noires. Les ailes postérieures des mâles possèdent souvent des taches ou des touffes de soies androconiales. Les pattes, toutes fonctionnelles, portent des griffes bifides. La grande majorité des espèces de taille moyenne présente un important dimorphisme sexuel; certaines sont migratrices comme les *Pieris,* et les *Colias;* d'autres hibernent dans nos régions (*Gonepteryx,* les « citrons »). Les chenilles vivent surtout sur les Crucifères, les Légumineuses. Les chrysalides sont suspendues ou succeintes, avec une pointe céphalique souvent carénée. Les Piéridés comprennent environ mille cinq cents espèces, pour la plupart tropicales, dont une quarantaine, habitant l'Europe, l'Afrique du Nord et les îles Atlantides, appartiennent aux Piéridinés, les plus nombreux, et aux Dismorphiinés.

La famille des **Danaïdés** groupe ces grands Papillons, à l'odeur parfois désagréable, dont les pattes antérieures sont petites et dépourvues de griffes terminales; on observe des organes androconiaux sur les ailes ou l'abdomen. Leur toxicité répugne aux prédateurs et ils sont fréquemment « copiés » par les Nymphalidés; ainsi, on dénombre trois formes de *Danaus chrysippus* correspondant aux formes femelles de *Hypolimnas misippus.* Les Danaïdés sont presque tous tropicaux, mais deux espèces migratrices parviennent accidentellement en Europe. A noter également la famille des **Morphidés** à laquelle appartiennent de très brillantes espèces sud-américaines.



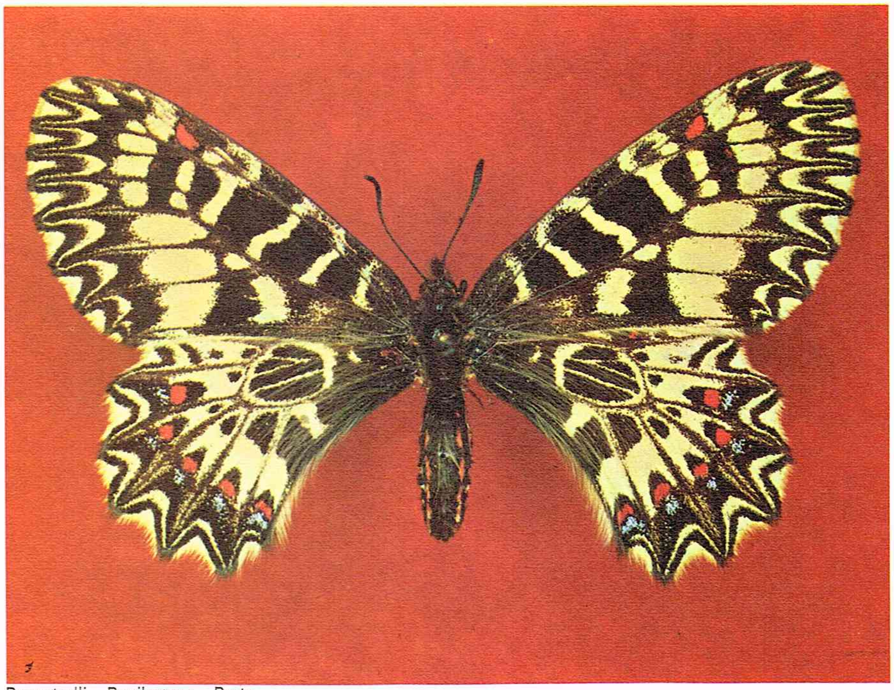
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ *A gauche,* Lycaenopsis argiolus *est l'un de ces jolis « petits-bleus » de nos régions répandus partout pendant la belle saison ; sa femelle est plus largement bordée de noir ; à droite,* Charaxes jasius, *le pacha-à-deux-queues, est le seul représentant en Europe méridionale d'un genre de l'Ancien Monde particulièrement riche en Afrique tropicale.*

▼ Zerynthia polyxena *est une petite espèce répandue du midi de la France à l'Asie Mineure ; sa chenille vit sur les aristoloches des friches et du bord des torrents (×2).*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

La vaste famille cosmopolite des **Satyridés** souvent considérée avec les trois précédentes comme sous-famille des Nymphalidés, compte cent dix espèces en Europe, celles des genres *Erebia* et *Oeneis* étant essentiellement montagnardes ou boréales. Les imagos portent des antennes grêles et courtes ; ils sont le plus souvent de taille moyenne, leurs ailes sont de coloration jaunâtre ou brunâtre, presque toujours ornées d'ocelles, et chez le mâle, de taches androconiales, les nervures sont fréquemment renflées à la base de l'aile antérieure. Le vol des Satyridés est peu rapide, mais zigzagant, afin d'échapper aux prédateurs éventuels ; ils préfèrent souvent les endroits ombragés ; certaines espèces tropicales sont même crépusculaires, ou nocturnes, la ponte a parfois lieu au vol.

Les chenilles fusiformes, avec deux pointes sur le segment anal, vivent surtout sur les Graminées ; les chrysalides sont suspendues, ou libres au sol.

La famille des **Nymphalidés** est une famille cosmopolite riche en espèces spectaculaires, présentant fréquemment un polymorphisme saisonnier ou géographique. Les ailes de ces Papillons, plus ou moins hyalines chez les *Acraea* éthiopiens, portent souvent des écailles androconiales, odorifiques ; la paire de pattes antérieures est atrophiée dans les deux sexes, à l'exception des femelles de Libythéinés. Les chenilles s'ornent de tubercules d'ordinaire spiniformes ou ramifiés ; les chrysalides succeintes ont souvent des taches métalliques ou nacrées. Parmi les plus brillants Nymphalidés, citons les *Agrias* et les *Prepona* des forêts de l'Amérique du Sud, les *Charaxes* surtout éthiopiens mais représentés en Europe méridionale par le pacha-à-deux-queues, *Charaxes jasius.* Connus de tous, les vanesses, les nacrés constituent la parure ailée des fleurs de nos jardins et de nos prairies durant la belle saison.

La famille des **Riodinidés** compte environ mille cinq cents espèces, surtout néotropicales, aux couleurs souvent brillantes.

La famille des **Lycénidés** est constituée par de très nombreuses espèces généralement petites, présentant fréquemment un fort dimorphisme sexuel. Les antennes sont ordinairement annelées de blanc, les pattes prothoraciques sont fonctionnelles, dépourvues, chez le mâle, de l'une ou des deux griffes ; les poils androconiaux sont fréquents aux deux ailes. Les Lycénidés, de mœurs diurnes sauf rares exceptions, ont un vol rapide, tourbillonnant, mais court. Les chenilles sont en forme de cloporte et à tête rétractile, elles portent souvent trois organes glandulaires exsertiles myrmécophiles sur les septième et huitième urites, car les fourmis sont friandes de leurs sécrétions. Ainsi la chenille de l'arion, *Maculinea arion,* d'abord phytophage, pénètre bientôt dans une fourmilière et s'y nymphose. Les chrysalides sont courtes et mobiles, succeintes ou libres. Des trois mille espèces que compte cette famille cosmopolite, mais surtout tropicale, on en connaît une centaine en Europe appartenant aux Théclinés, aux ailes généralement brunâtres, les postérieures étant munies de petites « queues », aux Lycéninés, les brillants cuivrés des anciens auteurs, et aux Plébéinés, vulgairement appelés « argus bleus », ou petits-bleus, en raison de leur coloration et des nombreux ocelles ornant le dessous des ailes ; la plupart d'entre eux présentent un dimorphisme sexuel prononcé, leurs femelles étant brunes.

Ordre des Diptères

D'origine grecque (di-ptère : à deux ailes), le nom de Diptères désigne les mouches et les moustiques du langage commun, que caractérise à l'état adulte la possession d'une seule paire d'ailes, sur le deuxième segment thoracique. Profondément modifiées, les ailes postérieures, que l'on observe sur le troisième segment thoracique, constituent des « balanciers » ou « haltères » ; leur fonction est purement sensorielle, bien qu'ils vibrent comme les ailes pendant le vol.

L'appareil buccal de ces Insectes sert uniquement à sucer : il forme une « trompe », avec laquelle ils aspirent soit des liquides libres, soit des liquides (sang, hémolymphe, etc.) circulant dans le corps de certains Animaux, mais jamais de sève. Quoique le plus souvent composée des mêmes pièces fondamentales, la trompe des Diptères présente une extrême diversité suivant les espèces et peut atteindre, chez les mouches domestiques par exemple, une grande complexité. La même remarque s'applique à la plupart des autres parties du corps. De tous les Insectes, les Diptères sont ceux dont l'évolution des formes et des structures est parvenue à son plus haut degré.

Du point de vue de l'homme aussi, les Diptères ont sans doute plus d'importance qu'aucun des autres groupes

▼ *Un Asilidé vu de face ; c'est un Brachycère Hétérodactyle, mouche prédatrice d'autres Insectes.*

d'Insectes. Certains, très communs, répandus sur la terre entière et connus de tout le monde, fréquentent en permanence ou presque les habitations. Ce sont surtout les mouches domestiques, dont on connaît d'assez nombreuses espèces ; on doit les considérer non seulement comme importunes, mais aussi comme dangereuses. Elles se développent en effet dans les matières organiques en décomposition puis, devenues adultes, se nourrissent aussi bien de liquides putrides que du jus de nos denrées alimentaires, véhiculant ainsi des uns aux autres des germes pathogènes. Beaucoup plus importants encore sont les Diptères hématophages (divers moustiques, les taons, les glossines ou mouches tsé-tsé, etc.), dont bon nombre transmettent à l'homme et aux Animaux domestiques les agents de maladies graves, telles que la fièvre jaune, le paludisme ou la maladie du sommeil. Le moustique anophèle, principal vecteur du paludisme, a, depuis la plus haute antiquité, influé sur la répartition des hommes dans de vastes contrées. Son incidence sur l'histoire de l'humanité fut considérable. Ainsi, la décadence de la civilisation grecque, puis celle de l'Empire romain ont eu pour cause majeure des extensions de l'aire habitée par les anophèles, donc du paludisme.



J. Carayon

Parmi les ennemis des plantes cultivées, on compte aussi beaucoup de Diptères. Cependant il ne faudrait pas conclure que tous les représentants de cet ordre sont nuisibles. La majorité d'entre eux n'a aucune importance médicale ou économique. Quelques-uns même rendent service à l'homme ; ainsi les Drosophiles ou mouches du vinaigre, utilisées comme animaux de laboratoire, ont servi l'essor de la génétique.

On connaît aujourd'hui près de cent mille espèces de Diptères réparties dans le monde entier, mais ce nombre est certainement très inférieur à la réalité, car, surtout dans les régions tropicales, bien des groupes sans intérêt immédiat pour la médecine ou l'agriculture n'ont encore été que fort peu étudiés alors qu'ils sont très riches en représentants. Chaque année, même en France, ou dans d'autres pays d'Europe, on découvre de nouvelles espèces.

Les Diptères peuvent s'adapter aux conditions de vie les plus difficiles. Certains vivent et se reproduisent à moins de 1 000 km du pôle Nord, et d'autres en montagne à plus de 4 000 m d'altitude ; d'autres encore peuplent les déserts les plus arides, vivant aux dépens d'autres Insectes et de Vertébrés (excréments et charognes).

C'est surtout à l'état de larves que les Diptères manifestent un pouvoir d'adaptation écologique qui n'a d'égal dans aucun autre groupe d'Insectes. Si la majorité de ces larves fréquente les matières organiques en décomposition, beaucoup d'entre elles se développent à l'intérieur de plantes ou d'Animaux vivants, et certaines arrivent à subsister dans des milieux aussi inattendus que des sources thermales, des mares de pétrole, voire même les pièces anatomiques conservées dans du formol presque pur.

Les Diptères, dont la taille varie de moins d'1 mm à plus de 5 cm, avec une envergure de 100 mm chez les géants de l'ordre (certains Midaïdés américains), possèdent beaucoup d'espèces extraordinairement riches en individus. On a l'occasion de le constater dans certaines circonstances, lorsqu'ils forment des essaims gigantesques ou tapissent d'une couche épaisse le sol et les murs des habitations. A tel point que des dizaines de kilogrammes d'adultes de la même espèce peuvent être récoltés alors que chaque individu pèse tout au plus quelques centigrammes.

Chez les Diptères dits inférieurs parce qu'ils conservent nombre de caractères primitifs, les pupes sont souvent abritées dans un cocon de soie, pure ou mêlée à des particules empruntées au milieu.

Chez les représentants les plus évolués de l'ordre, c'est la vieille cuticule ou exuvie de la dernière larve qui, au lieu d'être rejetée, persiste autour de la pupe et durcit de façon à former un étui protecteur rigide, le *puparium*. Au moment de l'éclosion imaginale, l'Insecte, pour sortir du puparium, en provoque l'ouverture suivant des lignes de déhiscence préformées. Dans le groupe des Orthorrhaphes (dérivé du grec, ce terme signifie « à fente droite ») les lignes de déhiscence dessinent un T, tandis que chez les Cyclorrhaphes (à fente circulaire), elles délimitent une calotte antérieure qui se soulève comme un couvercle. C'est par des augmentations brusques du volume de son corps que la jeune mouche provoque l'éclatement du puparium. Ces augmentations sont tantôt générales et résultent surtout d'importantes absorptions d'air dans le tube digestif, tantôt localisées à la tête, dont le volume peut doubler, grâce à la présence, chez les Diptères les plus évolués, d'un sac interne évaginable, le *ptilinum*. Un rapide afflux de sang dans la tête le fait saillir à l'extérieur et le rend turgide. Ce phénomène résulte d'un brutal accroissement de la pression sanguine provoqué par la contraction violente de la paroi abdominale, grâce à des muscles particuliers qui régressent après l'éclosion.

Les Diptères, où l'on distingue les *Orthorrhaphes* et les *Cyclorrhaphes* d'après la forme de la fente d'éclosion imaginale, se divisent en deux groupes différents : les *Nématocères* et les *Brachycères*, d'après le nombre des articles antennaires, supérieur à sept chez les premiers, égal ou inférieur à six chez les seconds. La combinaison de ces deux caractères amène à répartir les Diptères en trois sous-ordres ainsi que l'indique le tableau suivant :

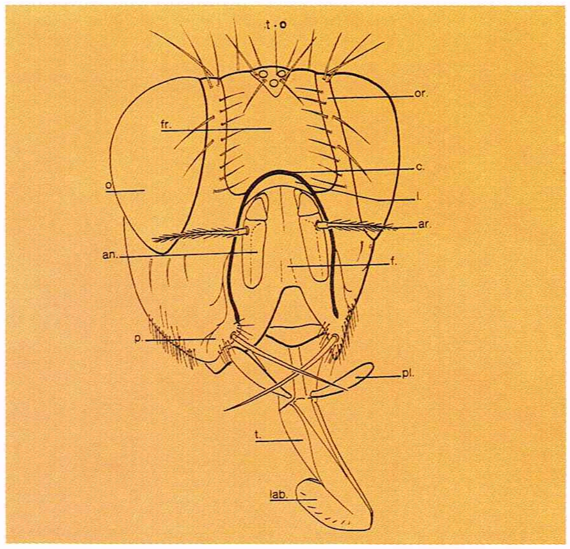
Antennes	Fente d'éclosion imaginale	Sous-ordres
NÉMATOCÈRES	ORTHORRHAPHES	NÉMATOCÈRES
BRACHYCÈRES *sensu lato*		BRACHYCÈRES *sensu stricto*
	CYCLORRHAPHES	CYCLORRHAPHES

Dans la mesure où la morphologie des Diptères est extrêmement diverse et souvent fort compliquée, on pourra seulement indiquer les caractères de quelques types principaux, pour la systématique ou la biologie.

Chez l'*imago* la tête, souvent subsphérique, toujours très mobile et bien distincte du thorax auquel la réunit un cou mince, porte des yeux composés volumineux, où l'on dénombre, chez la mouche domestique, près de quatre mille ommatidies. Surtout chez les mâles, il n'est pas rare que ces yeux soient développés à un point tel qu'ils occupent la plus grande partie de la tête et se touchent sur la ligne médiane. On observe généralement trois ocelles, disposés en triangle sur le vertex. Comme les sutures et repères morphologiques habituels sont effacés ou très modifiés, les régions céphaliques des Diptères se comparent difficilement entre elles et à celles des autres Insectes; aussi, les noms qu'on leur donne varient-ils suivant les groupes considérés. La plus caractéristique des régions est la « face », délimitée surtout en arrière par ce que l'on appelle un peu improprement la « suture frontale », fente en ∧ ou en ∩ d'où sort le ptilinum au moment de l'éclosion imaginale et qui n'est plus utilisée par la suite. Appliquées contre la face, les antennes sont constituées chez les Cyclorrhaphes de trois articles, dont le dernier, de beaucoup le plus grand, porte bien avant son extrémité une soie particulière nommée *arista*. Celle-ci représente une file de petits articles devenus coalescents, mais d'ordinaire encore visibles chez les Brachycères, où ils constituent le *style* annelé, qui, dans ce groupe, prolonge directement trois grands articles basaux dissemblables. Quant aux antennes des Nématocères, elles sont en général longues, minces et composées de nombreux articles peu ou pas différents les uns des autres.

Les pièces buccales des Diptères appartiennent à des types extrêmement variés, mais se montrent toujours adaptées à la prise d'aliments liquides. On y reconnaît en général : le *labre*, dorsalement sclérifié et ventralement membraneux, les *mandibules*, transformées en stylets chez les formes hématophages et régressées chez les autres, les *maxilles* diversement modifiées, munies d'un lobe unique, la *galea*, et de palpes dont le nombre d'articles varie de quatre ou cinq chez les Nématocères à un ou zéro chez les Cyclorrhaphes, le *labium*, allongé, pourvu distalement d'une paire de *labelles* qui représentent probablement des palpes labiaux modifiés. Surtout chez les Diptères supérieurs, de fines gouttières presque closes s'observent en nombre à la surface des labelles; par la présence dans leur paroi d'anneaux cuticulaires (ici incomplets) régulièrement disposés, elles rappellent des trachées; aussi les nomme-t-on « pseudotrachées »; ce sont elles qui, par capillarité et par aspiration, prélèvent les liquides alimentaires lorsque les appareils buccaux, comme par exemple la trompe de la mouche domestique, appartiennent au type lécheur. Les pseudotrachées sont très réduites, sinon absentes, dans la trompe des Diptères hématophages, dans celle des moustiques notamment, où le labium constitue un étui logeant les mandibules et les maxilles transformées en stylets vulnérants auxquels s'ajoutent un stylet hypopharyngien et le labre également transformé en pièce perforante.

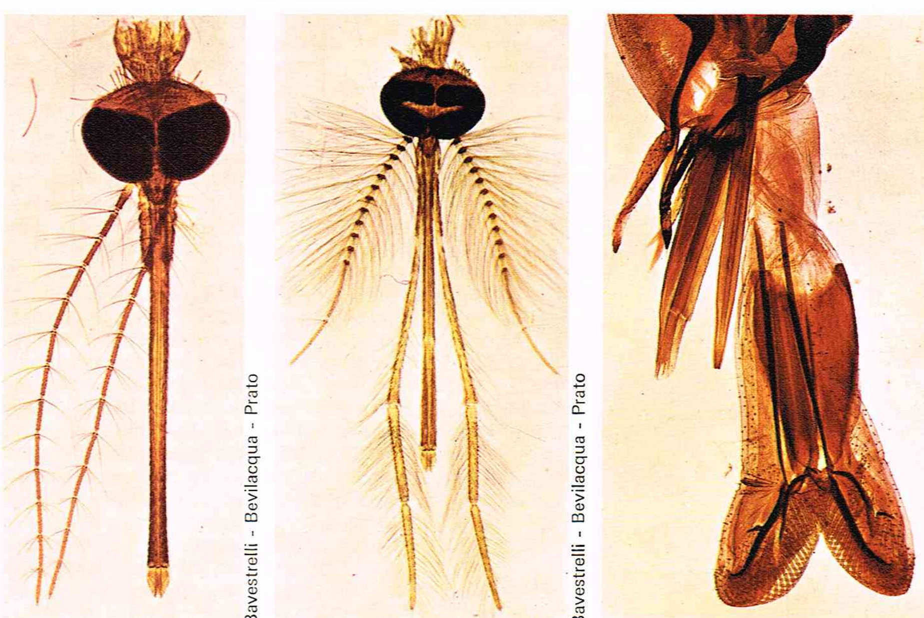
Le thorax est caractérisé par le grand développement de son segment médian, qui porte les ailes, et par la réduction du prothorax et du mésothorax. Le *mésonotum* occupe presque toute la face dorsale; il se divise en *préscutum*, *scutum* et *scutellum*, les deux premières régions étant séparées par une *suture transverse*, complète seulement dans le groupe des Tipuliformes, où elle présente la forme d'un V. Les pleures thoraciques, formés chez les Nématocères et les Brachycères d'éléments comparables à ceux des autres Insectes, sont tellement modifiés chez les Cyclorrhaphes que leurs diverses régions, dont les homologies demeurent très incertaines, ont dû recevoir des noms particuliers. Cette désignation était indispensable car, comme d'autres parties du thorax et comme la

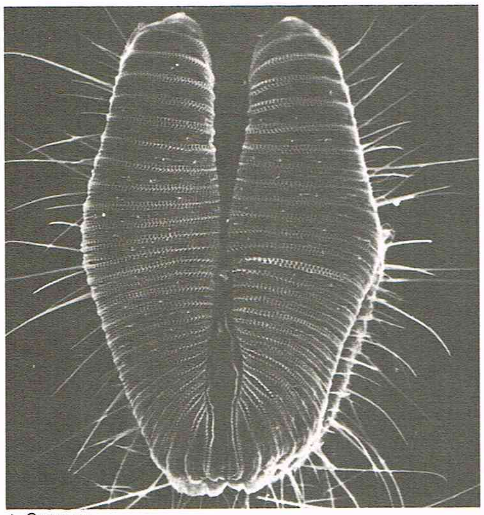


G. Hodebert

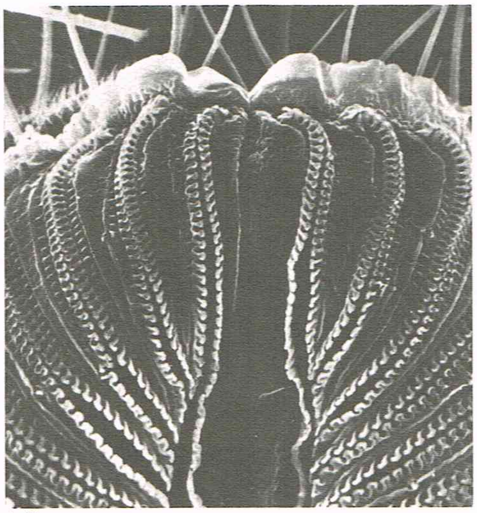
◀ **Tête d'un Diptère Cyclorrhaphe Schizophore : an, antenne; ar, arista; c, cicatrice frontale; f, face; fr, front; l, lunule; lab, labelles; o, œil composé; or, orbite; p, péristome; pl, palpe labial; t, trompe; t. o, triangle ocellaire.**

▼ ***Microphotographies de l'appareil buccal de Diptères : à gauche, chez un moustique femelle (× 25); au centre, chez un moustique mâle (× 18); à droite, trompe de la mouche*** **Eristalis tenax** ***(Cyclorrhaphe Syrphidé) [× 14].***

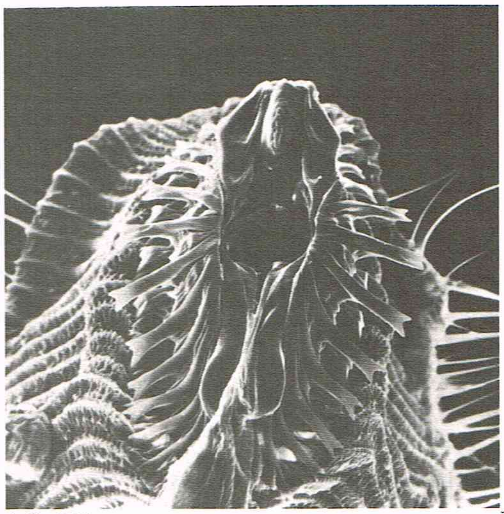

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



J. Carayon

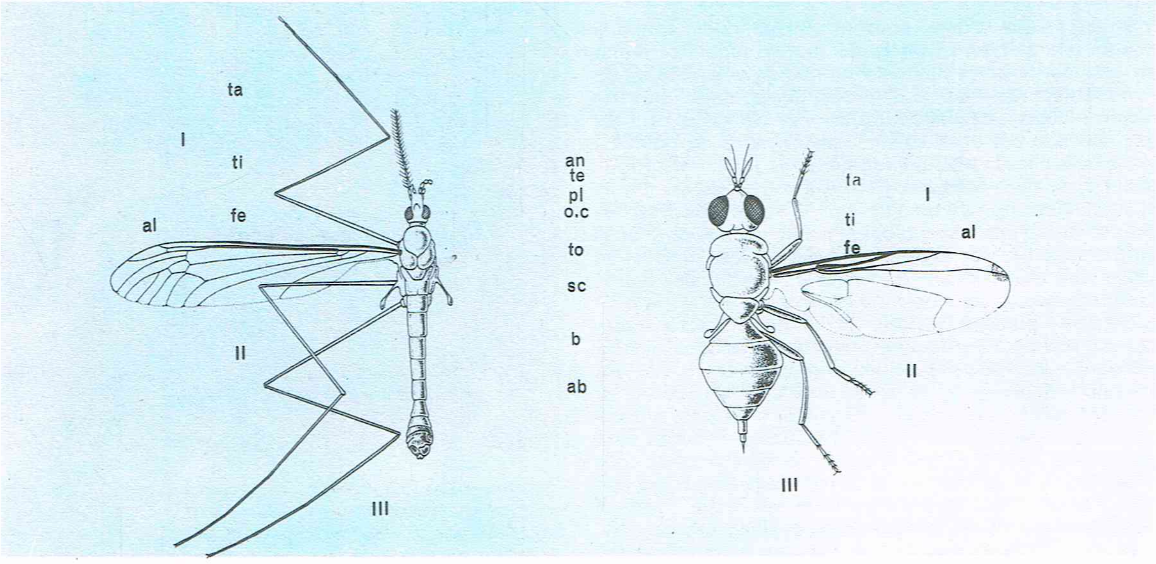


J. Carayon



J. Carayon

▲ ***Micrographies électroniques de l'extrémité de la trompe en extension de mouches bleues : chez*** Calliphora erythrocephala, ***on voit, à gauche, les deux « labelles » largement étalés (× 100); au centre les pseudotrachées (× 900) qui par capillarité et aspiration absorbent les liquides alimentaires; à droite, la « bouche » de*** Calliphora vomitoria ***est entourée de petites dents capables de râper la viande pour en extraire les sucs (× 200) [document obtenu au microscope à balayage du Laboratoire de géologie du Muséum].***



▶ ***Principales parties du corps, en vue dorsale, chez un Diptère Nématocère*** (Tipula) ***à gauche; chez un Diptère Cyclorrhaphe*** (Dacus) ***à droite : ab, abdomen; al, aile; an, antenne; b, balancier; fe, fémur; o. c, œil composé; pattes I : antérieures, II : moyennes, III : postérieures; pl, palpe labial; sc, scutellum; ta, tarse; te, tête; ti, tibia; to, thorax.***

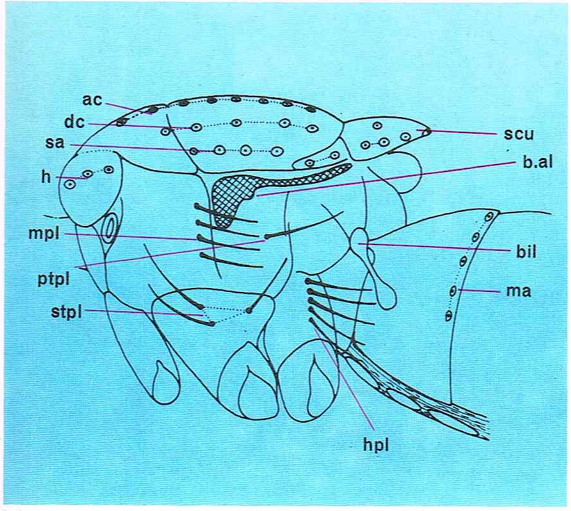
tête, elles portent de grandes soies sensorielles, les *macrochètes*, dont le nombre et la répartition fournissent des caractères indispensables pour la systématique du sous-ordre.

Toujours membraneuses, les ailes sont rétrécies à la base, où se trouve un lobe particulier, l'*alule* chez les Cyclorrhaphes, dont certains, nommés pour cette raison « Calyptères », possèdent en outre dans la même région deux lamelles semi-circulaires superposées, les *cuillerons*. Chez les Diptères inférieurs, la nervation alaire, assez proche du type primitif (mécoptéroïde), ne montre que peu de nervures transverses. Très diversifiée dans l'ensemble de l'ordre, la nervation a une grande importance pour la systématique. D'assez nombreux Diptères commensaux, parasites, cavernicoles ou encore ceux qui habitent des endroits très exposés aux vents, notamment dans les îles, ont des ailes réduites, voire absentes. Les haltères, ou balanciers, représentent les ailes postérieures transformées comme le prouve, entre autres, l'existence chez les Drosophiles de mutants « tétraptères » possédant à la place des balanciers de petites ailes métathoraciques. Inversement, une autre mutation peut changer les ailes antérieures en balanciers. Très mobiles, animés pendant le vol de rapides mouvements giratoires ou oscillants, les haltères servent de stabilisateurs de direction; leur fonctionnement est analogue à celui des compas gyroscopiques. Dans le renflement de leur base, de nombreuses terminaisons sensorielles campaniformes se trouvent groupées sous des dômes de cuticule mince, dont les moindres déformations, à l'occasion d'un changement dans la direction du vol, les stimulent. Les influx correspondants, directement transmis au cerveau par un gros nerf, informent l'Insecte sur ces changements, qui peuvent être corrigés en cas de nécessité.

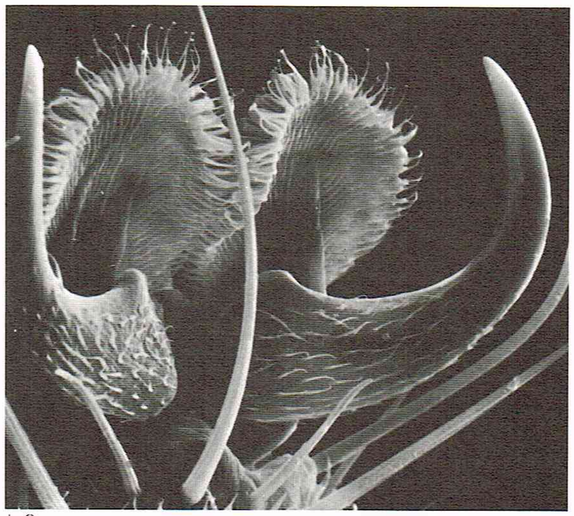
Les pattes ne montrent que rarement des modifications adaptatives. Leurs tarses, toujours composés de cinq articles, portent à l'extrémité des griffes souvent robustes et une paire de *pulvilles* membraneux, garnis de poils adhésifs, lesquels permettent aux mouches de se promener sur un plafond ou de grimper le long d'une vitre. Chez les Brachycères on observe entre les pulvilles tantôt une languette également membraneuse, l'*arolium*, qui caractérise les « Homéodactyles », tantôt une soie fine, l'*empodium*, qui caractérise les « Hétérodactyles ».

Selon les groupes, l'abdomen comporte un nombre variable de segments visibles. Élevé chez certains Nématocères, où l'on repère encore les urites II à XI (le premier étant déjà très réduit), ce nombre passe à quatre ou cinq chez les Diptères supérieurs. Toutefois, la plupart des segments apparemment manquants sont en fait rétractés d'ordinaire dans l'abdomen. Ceux de rang VI à X constituent chez les femelles un ovipositeur télescopique, saillant à l'extérieur sous la forme d'un long tube au moment de la ponte. Chez les mâles, l'*hypopygium* se compose des urites VIII et IX modifiés, qui portent les *genitalia*. Il est souvent tordu en permanence de 180°, de sorte que l'anus devient ventral par rapport à l'orifice génital. Parfois, la torsion atteignant 360°, l'orifice génital retrouve sa position ventrale.

Les caractères anatomiques offrent, eux aussi, une grande diversité et leur complexité s'accroît souvent beaucoup quand on passe des Nématocères aux Cyclorrhaphes. Ainsi, le tube digestif, presque droit chez les premiers, long et tortueux chez les Brachycères, est plus riche encore en circonvolutions chez les Cyclorrhaphes, où existe un *jabot*, diverticule œsophagien permettant la mise en réserve de la nourriture; il est très développé chez les espèces hématophages. Dans le système nerveux

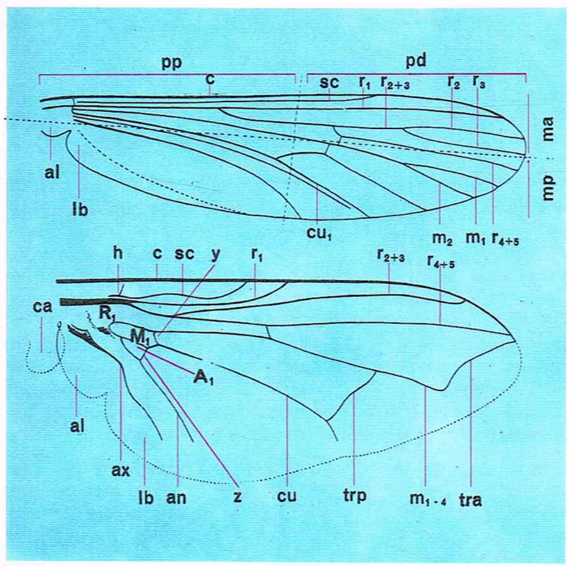


I.G.D.A.



J. Carayon

◀ *A gauche, schéma du thorax d'un Diptère Cyclorrhaphe, en vue latérale, montrant les divers groupes de soies dont seules les bases sont représentées par un cercle avec un point central : ac, soies acrosticales ; b, balancier ; b. al, base de l'aile ; dc, soies dorso-centrales ; h, soies humérales ; hpl, soies hypopleurales ; ma, macrochètes abdominaux ; mpl, soies mésopleurales ; ptpl, soies ptéropleurales ; sa, soies supra-alaires ; scu, scutellum ; stpl, soies sternopleurales. A droite, micrographie électronique de l'extrémité d'une patte de mouche bleue* (Calliphora erythrocephala) *: à la base des griffes, on voit des pulvilles, sacs membraneux aplatis, pourvus de poils adhésifs, grâce auxquels les mouches peuvent se déplacer sur différents plans (document obtenu au microscope électronique à balayage du Laboratoire de géologie du Muséum).*



I.G.D.A.

◀ *Ailes d'un Diptère Nématocère (en haut) et d'un Diptère Cyclorrhaphe (en bas). Régions alaires : al, alule ; ca, cuilleron (ou « calyptre ») alaire ; lb, lobe anal ; ma, moitié antérieure ; mp, moitié postérieure ; pd, partie distale ; pp, partie proximale. Nervures : c, costale ; sc, sous-costale ; r1, r2, r3, r4, r5, rameaux de la radiale (r 2 + 3, r 4 + 5, nervures formées par fusion) ; m1, m2, etc., rameaux de la médiane, parfois fusionnés (m1 — 4) ; cu, cubitale ; an, anale ; ax, axillaire ; tra, transverse antérieure ; trp, transverse postérieure ; h, y, z, transverses h, y, z. Cellules : R 1, cellule radiale basale ; M 1, cellule médiale basale ; A 1, cellule anale basale.*

également, on trouve tous les intermédiaires entre l'état primitif des Nématocères, aux ganglions abdominaux et thoraciques séparés, et la concentration ganglionnaire en une seule masse thoracique des Cyclorrhaphes. Chez ces derniers, une condensation comparable a groupé corps allates et corps cardiaques sous forme de l'*anneau de Weismann*.

L'appareil reproducteur ne présente de particularités notables que chez les femelles. Les ovaires se composent d'ovarioles polytrophiques qui, nombreux chez les Diptères ovipares — on en compte jusqu'à une centaine —, le sont beaucoup moins (trois ou quatre, parfois un seul) chez les Diptères vivipares. Le vagin porte une à trois spermathèques. Dans le cas relativement fréquent de certains Cyclorrhaphes, une dilatation plus ou moins localisée le transforme partiellement, soit en *chambre incubatrice* abritant les œufs qui s'y développent jusqu'à l'éclosion, soit en utérus dans lequel une larve, nourrie par la sécrétion des glandes annexes, demeure jusqu'à la pupaison.

Chez tous les Diptères, le sexe mâle est digamétique XY, avec un nombre diploïde d'autosomes le plus souvent égal à dix dans les groupes supérieurs. L'intérêt considérable que présente l'étude des Diptères en matière de génétique tient notamment à l'existence de chromosomes polytènes « géants », surtout dans leurs glandes salivaires.

Le système trachéen mérite d'être mentionné à cause du grand développement des sacs aériens chez les Diptères supérieurs et de la variabilité dans l'ensemble de l'ordre du nombre des stigmates abdominaux.

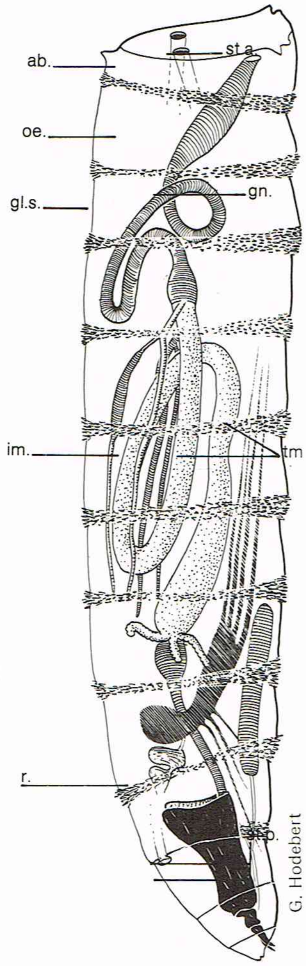
Les *larves* de Diptères présentent une grande gamme de formes correspondant à leur extrême diversité écologique. Toujours dépourvues de pattes vraies, elles se déplacent grâce à des formations secondaires très variées : pseudopodes, papilles, saillies tégumentaires couvertes de spinules, palettes de poils, spatule sternale, etc.

Leur tête n'est bien apparente que chez un petit nombre de familles de Nématocères (chez les Culicidés par exemple), dont les larves sont dites « eucéphales ». A l'opposé, les larves « acéphales » des Cyclorrhaphes, communément appelées asticots, semblent dépourvues de tête ; en réalité des éléments plus ou moins reconnaissables de celle-ci se trouvent invaginés dans le thorax. Entre les deux extrêmes, il existe de nombreux intermédiaires groupés sous le nom de larves « hémicéphales ». Les antennes comportent de un à six articles semblables, réduits à une simple papille dans le cas des Diptères supérieurs. Chez les larves de certains Nématocères, les pièces buccales, très diverses, ne gardent qu'une conformation de type général avec un labre bien délimité, des mandibules développées, mobiles dans un plan horizontal, des maxilles pourvues d'un lobe unique et d'un palpe, et un labium sans palpe. Chez les autres Diptères, les pièces buccales, caractérisées par des mandibules mobiles dans un plan vertical, ont subi des modifications plus ou moins profondes et constituent, dans le groupe des Cyclorrhaphes surtout, un appareil très particulier dit céphalo-pharyngien ou, plus simplement, *armature buccale*. A l'avant, on y voit une paire de crochets qui correspondent aux maxilles, et s'articulent sur un *sclérite hypostomal* suivi d'une *pièce basale* formée de deux grandes lames verticales, unies ventralement en une gouttière où passe le pharynx. Divers éléments du squelette interne de la tête entrent dans la composition de ces pièces, dont les homologies ne sont pas encore connues avec certitude. La forme des crochets, très utilisée pour la systématique, peut donner aussi des indications sur le régime alimentaire. Les larves de nombreux Nématocères portent sur le labre une paire de pièces mobiles, pourvues



A. Margiocco

◀ *Nervation réelle d'une aile de mouche domestique.*



G. Hodebert

▲ *Aspect général et organes internes (vus par transparence) d'une larve « acéphale » de Diptère Cyclorrhaphe (asticot) : ab, crochets et sclérites constituant l'« armature buccale »; gl. s, glandes salivaires; gn, ganglions nerveux condensés en une seule masse; im, intestin moyen; oe, œsophage; r, rectum; st. a, stigmates antérieurs; st. p, stigmates postérieurs; tm, tubes de Malpighi.*

de longues soies et appelées improprement « prémandibules »; bien qu'intervenant dans la prise de nourriture, ces pièces ne sont pas des appendices buccaux, au sens strict du terme.

En arrière de la tête, le corps comprend douze segments, trois thoraciques et neuf abdominaux; le nombre des segments apparents est souvent plus ou moins réduit.

Le système trachéen, très varié, fournit de nombreux caractères importants pour la systématique; le nombre et la disposition des stigmates fonctionnels permettent de définir différents types, dont voici les principaux. Le type *holopneustique,* qui comprend dix paires de stigmates dont une mésothoracique, une métathoracique, et huit abdominales se rencontre chez les larves de Bibionidés par exemple. Le type *péripneustique,* avec ses neuf paires de stigmates dont une mésothoracique et huit abdominales, se rencontre chez les larves de Cécidomyidés. Le type *amphipneustique* comporte deux paires de stigmates, une mésothoracique, et une sur le dernier segment abdominal; les larves de Psychodidés possèdent ces caractères. Dans le type *métapneustique*, on n'observe qu'une seule paire de stigmates situés sur le dernier segment abdominal; les larves de Culicidés et de beaucoup d'autres Diptères appartiennent à ce type. Le type *apneustique* est dépourvu de stigmates fonctionnels; c'est le cas des larves de Chironomidés. Dans ce dernier cas, la respiration est cutanée, souvent facilitée par la présence soit de trachéo-branchies, soit de branchies sanguines.

Fréquemment, les stigmates, les postérieurs surtout, sont entourés de plaques sclérifiées, de formations sensorielles, de dispositifs protecteurs variés ou encore, chez les formes aquatiques, des siphons respiratoires. Ceux-ci, de forme parfois télescopique, et, dans leur taille maximale, six fois plus longs que le corps dans le cas des Éristales, permettent généralement à la larve d'atteindre la surface de l'eau, tout en restant immergée. Certaines larves, entre autres celles des moustiques du genre *Mansonia*, possèdent des siphons perforants qu'elles enfoncent dans les racines ou les tiges de plantes aquatiques, pour y prélever l'air des lacunes aérifères.

Les caractères anatomiques des larves ressemblent à ceux des adultes, du moins en ce qui concerne l'appareil digestif et le système nerveux. Les glandes salivaires et les glandes mandibulaires sont particulièrement développées chez les larves, chez qui les secondes sécrètent assez souvent de la soie. Celle-ci sert à fabriquer les tubes des Chironomidés par exemple ou les toiles de certains Mycétophilidés.

Les *pupes*. Le nombre des stades larvaires est d'ordinaire plus élevé chez les Nématocères (six ou sept pour les simulies et quatre pour les moustiques) et chez les Brachycères (de cinq à huit) que chez les Cyclorrhaphes. Les larves de ces derniers muent deux fois seulement avant de s'enfermer dans leur puparium, où néanmoins s'opère souvent une troisième mue, celle-là restant invisible. Ce puparium des Cyclorrhaphes, présent aussi chez les Brachycères Stratiomyidés, mais de structure assez différente, n'est autre que l'exuvie du dernier stade larvaire apparent. Non fendue et rejetée comme d'ordinaire, elle est devenue dure au point de constituer une coque résistante, à l'abri de laquelle ont lieu les transformations en pupe, puis en imago. Exarates chez les Cyclorrhaphes, les pupes des Diptères sont généralement obtectées, et parfois protégées dans un cocon soyeux. Elles possèdent assez souvent des formations particulières, développées surtout chez les pupes aquatiques dont elles assurent la respiration (branchies chez les simulies, « cornets » respiratoires thoraciques chez les moustiques, etc.), voire la locomotion. On sait, en effet, que les pupes de nombreux moustiques nagent très activement. Chez les Orthorrhaphes, la sortie de l'imago s'opère par une fente en T de l'exuvie pupale, et chez les Cyclorrhaphes par une fente circulaire du puparium.

Biologie

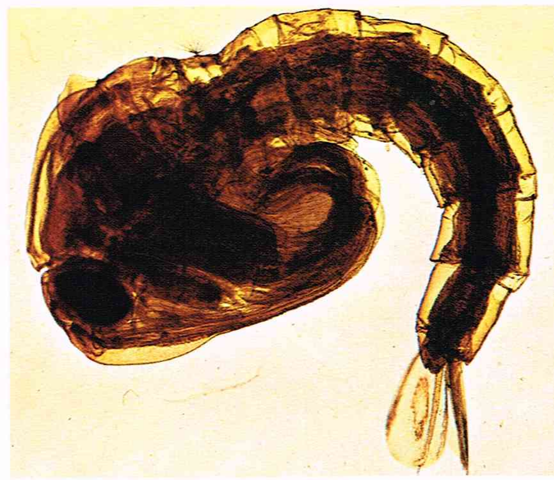
Chez les imagos, et plus encore chez les larves, la biologie des Diptères est si diverse qu'il faut là encore se limiter aux faits généraux les plus caractéristiques.

Imagos. Les Diptères adultes sont tous terrestres, à la seule exception du Chironomidé *Pontomyia pacifica*, dont la vie entière se passe en pleine mer. Douze familles ont des représentants qui habitent les rivages marins; parmi ceux-ci les Chironomidés se montrent les plus nombreux. Depuis le bord de la mer jusqu'aux glaciers en haute altitude, il n'y a guère de milieux où ne puissent se trouver ces Insectes. Hormis quelques moustiques, les imagos de Diptères sont généralement diurnes. La majorité d'entre eux fréquente les fleurs et se nourrit de nectar ou d'autres liquides sucrés. Beaucoup d'espèces recherchent les matières organiques en décomposition, tout en étant également floricoles, ce qui témoigne ainsi d'un régime alimentaire fort étendu. Les représentants des familles des Cératopogonidés, Blépharocéridés, Rhagionidés, Empididés et Asilidés sont tous, ou presque, des prédateurs et capturent d'autres Insectes. Quant aux Diptères hématophages, ils se répartissent en deux grands groupes : les uns, qui appartiennent aux familles des Culicidés, Simuliidés, Tabanidés, Carnidés, Muscidés et au groupe des Pupipares, se nourrissent du sang de Vertébrés, les autres, membres des familles des Cératopogonidés, Psychodidés et Rhagionidés, sucent aussi bien le sang d'Invertébrés que celui de Vertébrés et peuvent être également prédateurs, voire saprophages. Parmi les hématophages du premier groupe, seuls les Pupipares et les glossines (Muscidés) n'utilisent pour s'alimenter que le sang directement prélevé dans un vaisseau; les autres sont capables de subsister en absorbant nectar, jus sucrés ou liquides variés.

D'assez nombreux Diptères, commensaux ou parasites, habitent en permanence les nids d'Insectes sociaux; leurs formes sont parfois étrangement modifiées et leur biologie, incomplètement connue, semble très particulière. Certains, appartenant aux familles des Thaumatoxéniidés et des Termitoxéniidés, se trouvent dans les termitières, d'autres dans les fourmilières, et une espèce, *Braula caeca*, communément appelée pou d'abeille, vit dans les ruches. Parmi les Diptères adultes, il n'y a guère que les Pupipares qui soient parasites de Vertébrés, toujours parasites externes d'ailleurs, hormis l'un d'eux, *Ascodipteron*, dont la femelle, transformée en une masse piriforme, se tient profondément enfoncée sous la peau de chauves-souris asiatiques.



A. Margiocco



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲▶ *En haut, pupe d'un Cyclorrhaphe Syrphidé du genre* Microdon, *parasite des fourmis; en bas, pupe de moustique du genre* Anopheles *(un des rares cas de pupes aquatiques mobiles, nageant grâce aux palettes placées à l'extrémité de l'abdomen).*

Les Diptères adultes ne sont jamais réellement grégaires bien qu'on les voie souvent rassemblés en grande quantité. Dans beaucoup de cas, leurs apparitions massives tiennent à des éclosions imaginales simultanées, comme cela se produit au printemps, par exemple pour *Bibio marci*, la mouche de saint Marc. Au contraire, quand approche la mauvaise saison, diverses espèces, voisines de la mouche domestique, se réfugient dans les maisons, envahissant parfois certaines pièces, toujours les mêmes d'une année à l'autre, sans qu'on en connaisse exactement la raison.

Bien des espèces, surtout parmi les Nématocères, forment des essaims temporaires. Tantôt, chez des simulies et des Cératopogonides hématophages, il s'agit de poursuites ou d'attaques en groupe d'un Animal à sang chaud, tantôt les essaims ne se déplacent guère, et leurs participants exécutent sur place une sorte de danse saccadée. De telles « chorégraphies » ont presque toujours une signification sexuelle. Elles font partie des comportements très divers qui, chez les Diptères, précèdent l'accouplement, et dont quelques autres importants ou fréquents méritent d'être cités.

Les *parades sexuelles*, pratiquées par d'assez nombreuses familles, sont exécutées d'ordinaire par les mâles qui, souvent, tournent autour des femelles en faisant vibrer leurs ailes d'une manière caractéristique. Parfois, la parade est plus compliquée et s'accompagne, notamment chez les Dolichopodidés, de l'exhibition de poils ornementaux que les mâles possèdent sur les pattes.

Les *offrandes nuptiales*, connues presque exclusivement chez certains Empididés, varient de manière fort intéressante suivant les espèces. Dans bien des cas, les femelles n'acceptent l'accouplement que si les mâles leur présentent une proie fraîchement capturée. La proie est offerte tantôt telle quelle, tantôt emballée dans un paquet de soie que le mâle tisse à l'aide de glandes dont sont pourvus ses tarses antérieurs. Chose curieuse, l'offrande paraît symbolique chez certaines espèces, où il suffit que le mâle présente à la femelle un ballonnet de soie vide, voire même un petit fruit soyeux rappelant vaguement ce ballonnet.

Des *phéromones* attractives ou aphrodisiaques sont produites chez le mâle ou la femelle, par des glandes particulières souvent évaginables.

L'accouplement varie considérablement quant à sa posture et sa durée ; chez bien des espèces, il ne peut se réaliser que dans des conditions précises d'éclairement, de température, d'espace disponible, etc.

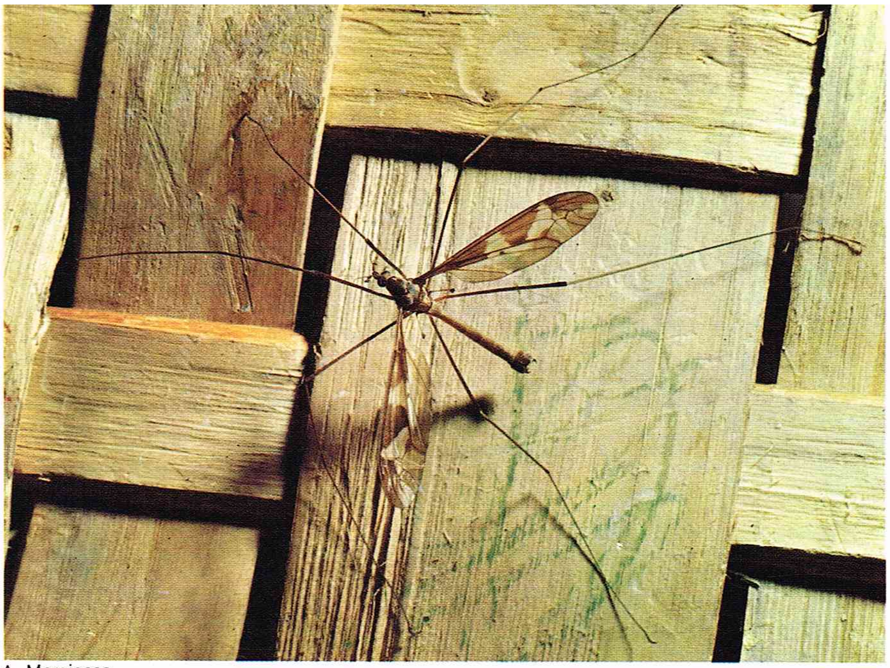
Beaucoup de Diptères connaissent une fécondité extraordinairement élevée. On a calculé que, pour une mouche domestique pondant cent œufs au 1er mai, la descendance théorique s'élèverait, le 30 septembre de la même année, à quatre mille milliards de milliards d'individus, pesant au total plus de quarante milliards de tonnes. La ponte dépend de nombreux facteurs externes et internes, au premier rang desquels se place l'alimentation, qui doit fournir aux femelles une quantité suffisante de glucides et de protides. Ainsi, chez bien des moustiques la maturation des ovaires ne peut se faire qu'après ingestion de sang. Des odeurs précises, en général celles des milieux propices au développement des larves, attirent très souvent les femelles gravides et déclenchent l'émission des œufs. Ainsi l'odeur du crottin de cheval stimule au maximum la ponte des mouches domestiques.

Les œufs, très divers de forme et de structure, sont généralement déposés en vol, suivant des modalités constantes chez une espèce donnée, mais fort variables dans l'ensemble de l'ordre. On trouve ces œufs tantôt isolés, tantôt groupés, et ceci d'une manière quelquefois caractéristique, surtout chez les Diptères à larves aquatiques : « nacelles » des moustiques, cordons ou masses glaireuses de certains Chironomidés, etc. Les femelles des espèces dont les larves sont parasites (tachinaires, gastérophiles, hypodermes, œstres, etc.) fixent le plus souvent leurs œufs sur l'hôte, ou les enfoncent parfois dans le corps de ce dernier à l'aide de leur ovipositeur transformé en trocart. Il arrive aussi que les œufs ne soient pas pondus sur l'hôte même mais sur les feuilles de la plante qui lui sert de nourriture comme c'est le cas des œufs « microtypes » de certaines tachinaires. En Amérique tropicale, une mouche du genre *Dermatobia*, dont les larves se développent sous la peau de l'homme et des grands Mammifères, pratique une ponte indirecte fort curieuse : elle capture un moustique ou un autre Diptère hématophage, puis le relâche après y avoir fixé ses œufs, qui seront ainsi transportés par lui jusqu'à l'hôte.

Nombre de Diptères supérieurs donnent directement naissance à des larves, car les œufs se développent, sur leurs seules réserves, dans les voies génitales maternelles qui forment une « chambre incubatrice ». Chez les glossines et les Pupipares, les larves restent, jusqu'à la pupaison ou presque, dans le corps de la mère qui les nourrit avec la sécrétion de ses glandes annexes.

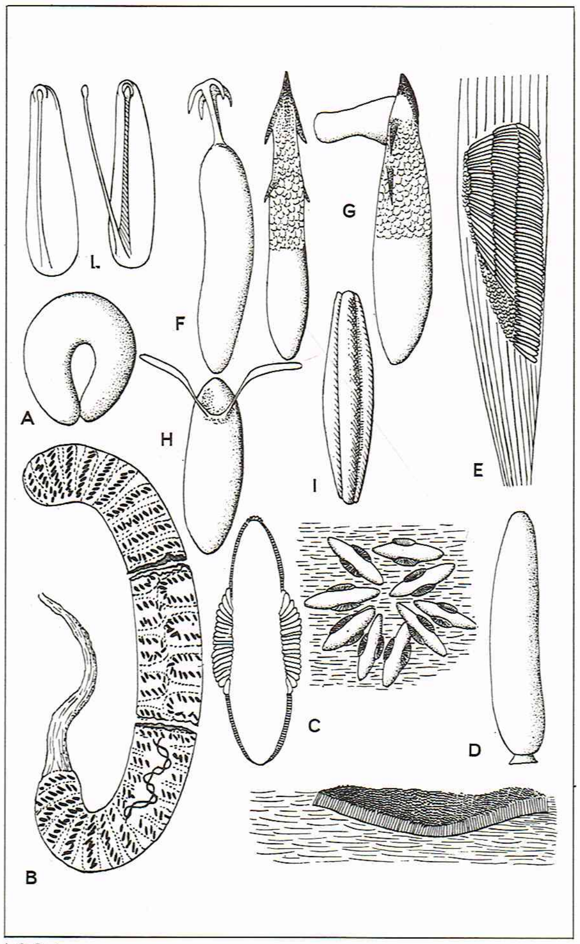
Certains Diptères Cécidomyidés sont capables de se reproduire à l'état larvaire, ce remarquable phénomène de *paedogenèse* se combinant à l'hétérogonie.

Les *larves* de Diptères habitent des milieux généralement très différents de ceux des imagos, et beaucoup plus variés. Du point de vue écologique, on peut les répartir approximativement en larves aquatiques et en larves terrestres, même si des intermédiaires existent entre ces deux catégories.



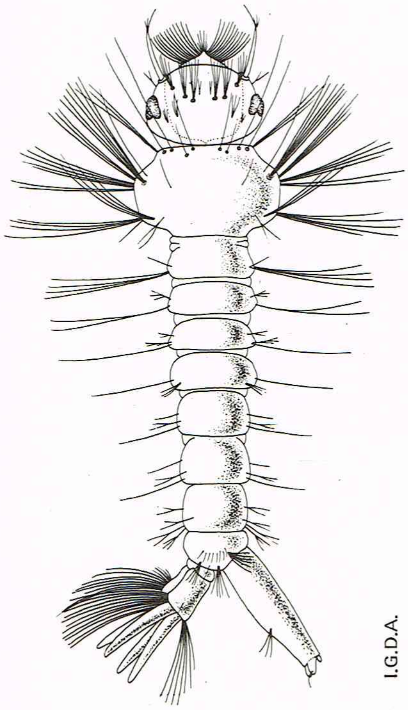
A. Margiocco

▲ ***Un Nématocère Tipulidé dont on remarque les pattes longues et fragiles.***



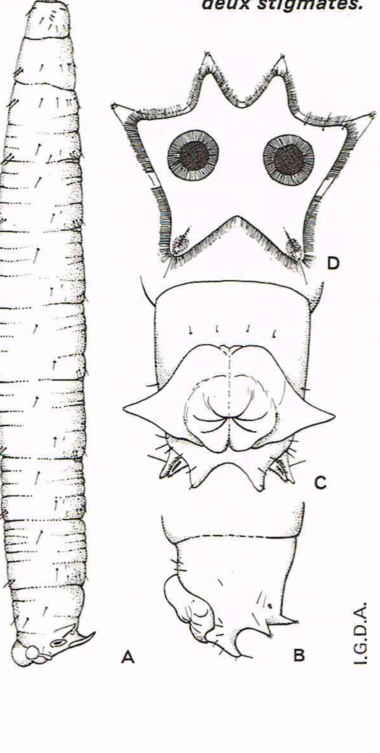
I.G.D.A.

◄ *Œufs et pontes de quelques Diptères : A, œuf en croissant d'un Nématocère Cératopogonidé* (Dasihela), *B, ponte d'un Nématocère Chironomidé* (Chironomus militaris) *dont les œufs sont groupés dans un long cordon mucilagineux déposé dans l'eau ; C, œuf fortement grossi d'un moustique du genre* Anopheles *montrant les flotteurs latéraux ; à droite, un groupe de plusieurs œufs du même moustique flottant à la surface de l'eau ; D, œuf d'un moustique du genre* Culex *et, en dessous, la « nacelle » flottante constituée par un grand nombre de ces œufs que la femelle colle les uns contre les autres lors de la ponte ; E, œufs d'un Brachycère Tabanidé* (Tabanus sp.) *déposés en trois couches superposées à la surface d'une feuille ; F, G, œufs en forme de harpon ou pourvus d'ancres chez des Diptères Conopidés (F, chez* Myopa sp., *G, chez* Spilogaster sp.) *; H, œufs de* Drosophila melanogaster *(Drosophilidés) ; I, œufs d'*Atherigona quadripunctata *(Muscidés) ; L, œufs de mouche domestique* (Musca domestica) *avant et après l'éclosion.*



I.G.D.A.

En haut, larve aquatique du moustique Aedes cinereus ; *en bas, larves de tipules, Diptères Nématocères primitifs, vivant dans la terre humide ; la tête, fort petite, est cependant apparente et sclérifiée (type eucéphale). A, ensemble du corps de la larve de* Tipula scripta ; *B, C, D, détails de la région postérieure de la larve de* Tipula paludosa *montrant en vue latérale (B) et en vue ventrale (C) le bourrelet anal et la plaque stigmatique postérieure ; au centre de celle-ci, vue de face en D, s'ouvrent les deux stigmates.*



I.G.D.A.

Larves aquatiques. La majorité des larves de Nématocères et celles de nombreux Brachycéres sont aquatiques, ou parfois amphibies. Suivant les espèces, elles vivent dans des eaux courantes ou stagnantes, douces, saumâtres, marines, voire thermales. Les larves de certains moustiques n'habitent que les petites réserves d'eau, temporairement constituées au fond de récipients abandonnés ou à l'aisselle des feuilles de plantes tropicales. Bien des Diptères se développent normalement dans des liquides fermentés ou putrides. Les larves de quelques espèces supportent des conditions de vie extraordinaires ; celles de l'Éphydridé *Psilopa petrolei*, par exemple, ne vivent que dans les mares de pétrole en Californie méridionale.

Larves terrestres. Les larves des Nématocères, de nombreux Brachycères et de la quasi-totalité des Cyclorrhaphes sont terrestres. Cette catégorie est donc si vaste, et si variée également qu'il faut, même dans les limites d'un simple aperçu, la subdiviser d'après les principaux régimes alimentaires.

Les larves saprophages, qui se nourrissent de matières organiques en voie de décomposition, sont les plus nombreuses ; celles de quelques Bibionidés et Tipulidés peuvent subsister dans des sols secs, mais la plupart habitent la terre humide et surtout l'humus, le fumier et les milieux de même nature.

Les larves phytophages attaquent des tissus végétaux vivants et celles, nombreuses, qui s'en prennent à des plantes cultivées, peuvent être fort nuisibles. A cet égard, on trouve dans la famille des Tipulidés quelques représentants produisant des larves qui commettent de sérieux dégâts dans les prairies, parfois aussi dans les cultures de Légumineuses fourragères. Pour la plupart, les larves des Cécidomyidés vivent dans les tissus d'espèces végétales très variées, où elles causent la formation de « galles ». Beaucoup sont nuisibles, par exemple au blé *(Mayetiola)*, au poirier *(Contarinia)*, et à bien d'autres plantes cultivées. Les Chloropidés, du groupe des *Oscinis*, se développent dans les tiges de céréales, et quelques-uns comptent parmi les pires ennemis du blé et de l'avoine. Chez les Agromyzidés, voisins des précédents, les larves dites mineuses creusent de longues galeries dans les feuilles de nombreux Végétaux. Les Trypétidés, communément appelés mouches des fruits, provoquent des dommages souvent importants, en se nourrissant, à l'état larvaire, de la pulpe des fruits les plus divers, dont ils entraînent la pourriture. Certaines espèces, tel *Ceratitis capitata*, sont polyphages ; d'autres, comme la mouche des olives, *Dacus oleae*, n'attaquent guère qu'une espèce végétale. Des Muscidés peu nombreux, mais de grande importance sur le plan agricole, comme *Hylemyia* et *Pegomyia*, sont capables de ravager les cultures de choux, d'oignons, et de betteraves. Leurs larves se développent surtout dans les organes souterrains, riches en réserves, et les font pourrir.

Les larves de plusieurs familles dont la principale est celle des Mycétophilidés, vivent exclusivement aux dépens de Champignons. Enfin, les larves des Pantophtalmidés, grands Diptères sud-américains, creusent des galeries dans les troncs d'arbres.

Les larves qui se nourrissent d'Animaux vivants sont les unes prédatrices, les autres parasites.

Les *larves prédatrices*, déjà relativement nombreuses parmi les formes aquatiques (des Tipulidés, beaucoup de Chironomidés et de Stratiomyidés, quelques Culicidés comme les *Megarhinus* qui dévorent les larves d'autres moustiques), sont plus fréquentes parmi les formes terrestres. Le régime carnassier apparaît général chez les Tabanidés, Asilidés, Empididés, Dolichopodidés entre autres ; leurs larves attaquent à peu près tous les petits Invertébrés vivant dans le même milieu qu'elles. Il arrive que les proies soient capturées à l'aide de pièges comme par exemple les entonnoirs que les larves de *Vermileo* (Rhagionidés) creusent dans le sable ou les toiles de certains Mycétophilidés. Les larves prédatrices présentant une spécialisation alimentaire sont en minorité ; on connaît surtout celles des Syrphidés Syrphinés, presque toutes inféodées aux pucerons qu'elles consomment en grandes quantités, jouant ainsi un rôle utile dans les cultures.

Les *larves parasites d'Animaux* sont fort nombreuses chez les Diptères, principalement chez les Cyclorrhaphes. Elles appartiennent à des familles entières, parfois très



J. Carayon

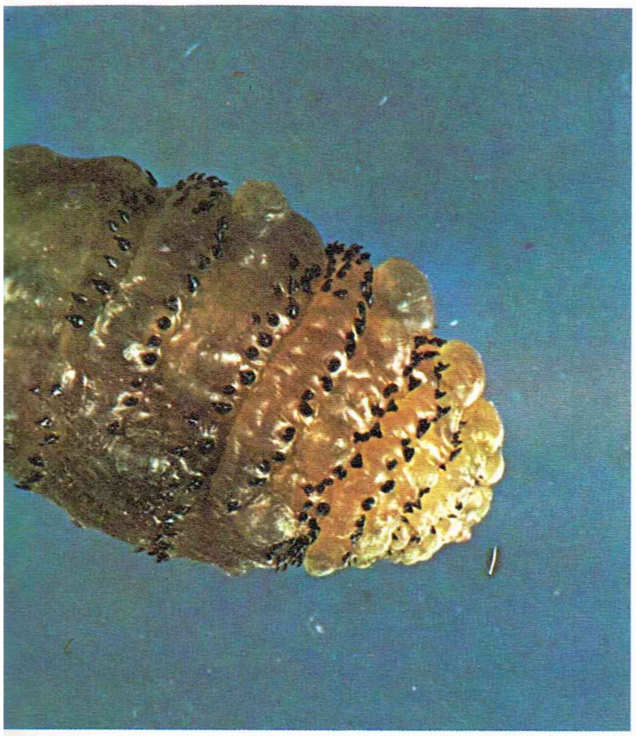
riches en représentants (tachinaires) ou, plus souvent, ne se rencontrent que chez certains des membres d'une famille.

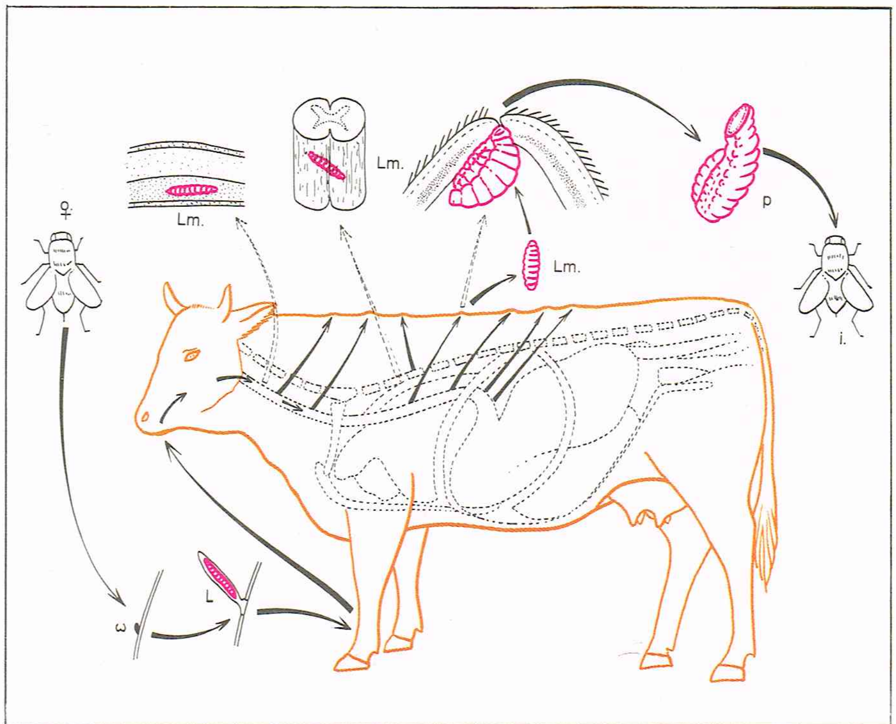
On observe chez ces larves toutes les transitions possibles, de l'alimentation saprophyte ou prédatrice au parasitisme vrai, qui est tantôt facultatif et temporaire, tantôt obligatoire et permanent, avec, là encore, bien des cas intermédiaires.

La majorité des Diptères qui ont des larves parasites se développe aux dépens d'Invertébrés : Vers, Mollusques, Crustacés, Arachnides, Myriapodes et surtout Insectes. A l'exception de quelques Chironomidés dont les larves sont parasites externes de Mollusques ou d'Insectes aquatiques, il s'agit d'endoparasites vivant ordinairement dans la cavité générale de l'hôte. Le plus souvent, une seule larve habite ce dernier, mais elle en épuise toutes les réserves, et quand elle le quitte pour aller se transformer en pupe à l'extérieur, il est prêt de mourir ou, du moins, incapable de se reproduire (castration parasitaire). Les Diptères peuvent donc constituer de précieux auxiliaires lorsque leurs larves parasitent des Insectes nuisibles ; c'est le cas notamment de beaucoup de tachinaires, d'autant plus efficaces que chacune de leurs espèces ne se développe en général que dans un hôte ou dans un groupe d'hôtes déterminés. D'autres familles, moins importantes, montrent également une spécificité parasitaire. Ainsi, les larves d'Oncodidés ne parasitent que des Araignées, celles des Pipunculidés, des Homoptères, et celles des Conopidés, des Hyménoptères. A l'opposé, on trouve beaucoup de Diptères capables de se développer à l'intérieur d'hôtes très divers, ou qui ne sont même des parasites que facultatifs ou occasionnels.

Les larves de Diptères qui parasitent les Vertébrés appartiennent surtout à certaines espèces de Calliphoridés et à deux petites familles d'autres Cyclorrhaphes, spécialisés dans ce genre de vie : les Gastérophilidés et les Œstridés. Ces larves provoquent chez leurs hôtes des lésions et des troubles auxquels on donne le nom de *myiases*, qui peuvent être classées d'après les organes ou les tissus attaqués en plusieurs catégories parfois peu tranchées. On range d'habitude dans l'une de ces catégories le cas fort particulier des larves hématophages qui, tel le ver des cases, *Auchmeromyia luteola*, en Afrique, sucent le sang des personnes endormies sur le sol ou celui des Oiseaux dans leur nid.

Les myiases dites cutanées sont dues à des Calliphoridés ou à des mouches proches parentes, les Cutérébridés, dont le développement s'accomplit dans le derme de l'homme et de Mammifères tant sauvages que domestiques, engendrant des tumeurs furonculeuses d'où les





G. Hodebert

▲ *A gauche, larve de* **Dermatobia cyaniventris,** *Diptère Cutérébridé, voisin des Calliphoridés, parasite, en Amérique tropicale, de l'homme et des grands Mammifères chez lesquels elle provoque une myiase cutanée ; à droite, évolution de l'hypoderme du bœuf,* **Hypoderma bovis** *(Cyclorrhaphes Calliphoridés) : la mouche femelle (♀) fixe ses œufs (ω) sur les poils des Bovidés ; dans chaque œuf se développe une larve (L) absorbée par l'hôte et qui devient une larve migratrice (Lm) qui, au printemps, accomplit diverses migrations, symbolisées par les flèches, qui l'amènent finalement dans le derme du dos. Appelée communément « varron » à ce stade, la larve grossit et, en achevant son développement, provoque une tumeur furonculeuse, d'où elle s'échappe, à l'été, pour aller se transformer dans le sol en une pupe (P) qui donnera l'imago (i) vingt à trente jours après.*

larves sortent avant la pupaison. *Cordylobia anthropophaga,* le ver de Cayor, d'Afrique, et *Dermatobia cyaniventris,* le ver macaque d'Amérique du Sud, pénètrent dans la peau de l'hôte, celle de l'homme éventuellement, et évoluent sur place. Les hypodermes, parasites du bétail dans les régions tempérées, sont au contraire avalés à l'état d'œufs par l'hôte, dans le corps duquel leurs larves effectuent ensuite une migration compliquée, pour aller achever leur développement sous la peau du dos.

Les myiases des plaies, provoquées par d'autres Calliphoridés, diffèrent des précédentes par le mode d'entrée des parasites et par les lésions qu'ils produisent, d'ailleurs variables suivant les espèces mises en cause. Parvenues dans les plaies, certaines larves se nourrissent exclusivement de tissus morts, d'autres détruisent les parties encore vivantes et, comme elles sont nombreuses, le font si vite que l'hôte peut être gravement mutilé, voire tué.

Les myiases cavitaires sont dues à la présence de larves de Diptères qui vivent dans la lumière d'organes internes, le plus souvent l'estomac ou l'intestin. Il s'agit, tantôt d'un parasitisme occasionnel dû par exemple à des larves saprophytes accidentellement ingérées avec la nourriture, tantôt du développement de parasites obligatoires tels que les gastérophiles et les œstres. Les larves des premiers vivent fixées, parfois en très grand nombre, à la paroi de l'estomac des chevaux, causant des troubles digestifs et éventuellement des hémorragies, celles des seconds, qui se développent dans les sinus frontaux des moutons, déterminent des inflammations locales et des vertiges.

Les familles de Diptères sont si nombreuses, près de cent vingt, que seules les plus importantes ou les plus intéressantes peuvent être mentionnées ici, avec quelques-uns de leurs principaux caractères systématiques et biologiques.

Sous-ordre des Nématocères

Les Nématocères, caractérisés par leurs antennes d'au moins sept articles semblables ou presque, se subdivisent en quatre groupes.

★ Groupe des Tipuliformes

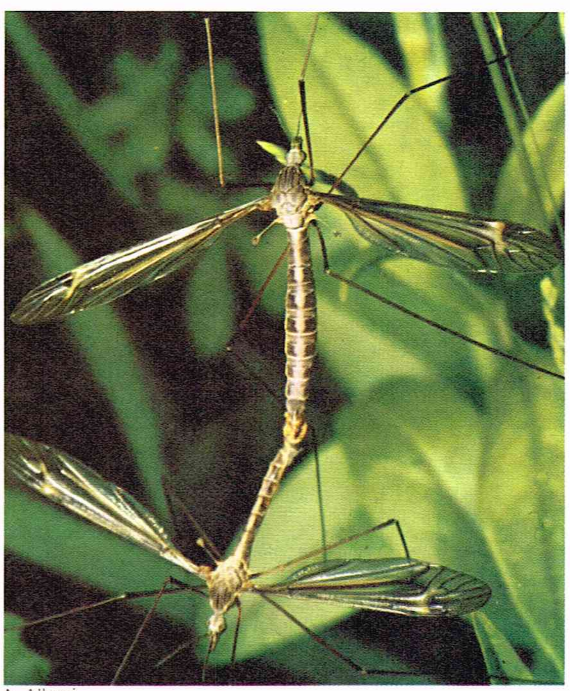
Ces Diptères, souvent de grande taille, possèdent sur le mésonotum une surface transverse en V. Leurs pattes sont très longues et fragiles et leurs ailes sont bordées par un épaississement costal. Ce groupe comprend trois familles, dont la plus importante est celle des **Tipulidés.**

★ Groupe des Bibioniformes

Le groupe des Bibioniformes comprend des individus de taille moyenne ou petite dépourvus de suture en V sur le mésonotum, aux pattes longues mais robustes, aux ailes à nervation réduite, et non entourées par l'épaississement costal. Ce groupe est très riche en représentants, répartis en quatre super-familles.

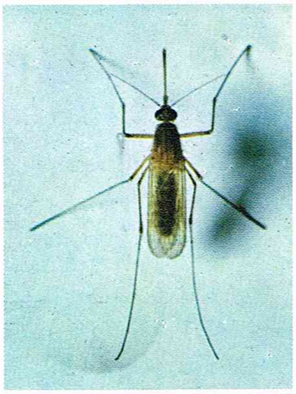
Super-famille des Mycetophyloidea

Les yeux des Mycetophyloidea ne sont pas contigus dorsalement, et deux ou trois ocelles sont présents. L'appareil buccal n'est pas vulnérant. Les hanches sont très développées et les tibias pourvus d'éperons. Les principales familles sont celle des **Mycétophilidés,** dont les larves fréquentent surtout les Champignons en voie de décomposition, et celle des **Sciaridés ;** les larves de ces derniers sont communes dans l'humus et le terreau ; chez quelques espèces, elles se déplacent par bandes de millions d'individus appelés « vers militaires ».



A. Allegri

◀ *Accouplement de la tipule du chou,* **Tipula oleracea** *(Nématocère Tipulidé).*



I. Bucciarelli

▲ *Femelle au repos du moustique* **Culex pipiens** *(Nématocère Culicidé).*

▼ *En haut, taon des bœufs,* **Tabanus bovis** *(Brachycère Homéodactyle). En bas, un Nématocère Psychodidé,* **Telmatoscopus meridionalis,** *ressemblant comme les autres membres de la famille à un minuscule Papillon et vivant dans les endroits humides.*



A. Margiocco



A. Margiocco

Super-famille des Cecidomyoidea

Cette super-famille diffère de la précédente par les hanches très courtes et les tibias dépourvus d'éperons. Les larves, à tête fort petite ou inapparente, sont caractérisées par la présence d'une « spatule sternale ». Les Cecidomyoidea sont divisés en deux familles.

Les **Cécidomyidés** ou **Itonididés** sont très riches en représentants, la plupart fort petits (0,4 à 5 mm), dont les yeux sont souvent réunis dorsalement par une « bride oculaire ». Les larves, fréquemment jaunes ou rouges, peuvent être zoophages ou saprophages, mais, le plus souvent, elles sont phytophages et, dans bien des cas, nuisibles aux plantes cultivées.

Les **Hétéropézidés** forment une petite famille remarquable par le développement paedogénétique de certains de ses membres *(Heteropeza, Miastor)*; les larves sont généralement saprophages et les imagos dépourvus de bride oculaire.

Super-famille des Bibionoidea

Ces Nématocères ressemblent à des mouches noires et velues, à tégument mou. La tête est pourvue d'ocelles, les hanches sont très courtes et les tibias portent des éperons. La principale famille est celle des **Bibionidés,** dont les larves vivent groupées dans les sols riches en matières organiques et effectuent parfois leur éclosion imaginale toutes ensemble au printemps pour donner les « mouches de saint Marc ».

★ *Groupe des Culiciformes*

Les Culiciformes sont de taille petite ou moyenne. Ils sont dépourvus d'ocelles, et les antennes des mâles portent d'ordinaire des verticilles de longs poils. Les pièces buccales des femelles sont souvent vulnérantes. Les ailes sont en général couvertes d'écailles, au moins sur les nervures. Les larves, eucéphales, sont fréquemment aquatiques et possèdent des « prémandibules ». Deux super-familles composent ce groupe.

Super-famille des Culicoidea

Les Culicoidea ont les antennes plumeuses chez les mâles, et les ailes arrondies à l'apex.

Les **Simuliidés** mesurent de 1 à 6 mm. Leur couleur est sombre, leurs antennes courtes pourvues de onze articles cylindriques, et leurs ailes, larges et irisées, sont pourvues de quelques nervures très marquées près du bord antérieur. Les larves vivent dans les eaux courantes, fixées sur des pierres. Les pupes, immobiles, sont enfermées dans des cocons. Les femelles, hématophages, sont souvent vectrices d'organismes pathogènes, notamment de filaires, qui provoquent une maladie, l'onchocercose, d'où leur grande importance médicale et vétérinaire.

Les **Cératopogonidés** ne dépassent pas 2 mm de longueur. Leurs antennes, longues, comptent quinze articles, et celles des mâles sont pourvues de soies couchées. Les ailes sont marbrées de taches sombres. Les larves sont terrestres ou aquatiques. Cette famille compte plus de cinq cents espèces, en majorité floricoles ou saprophages. Les femelles de certaines espèces sucent le sang d'autres Insectes; celles des genres *Culicoides* et *Leptoconops,* hématophages de Vertébrés, très agressives et fort abondantes, surtout dans les régions tropicales, attaquent l'homme.

Les **Chironomidés** ressemblent à des moustiques, mais n'ont jamais de pièces buccales piqueuses, ni d'écailles sur les ailes. Leur pronotum saillant forme une bosse, et leurs pattes antérieures sont fort longues. On connaît trois mille espèces, dont les larves, aquatiques, habitent de préférence les eaux stagnantes où elles construisent des tubes dans la vase; ce sont les « vers de vase » bien connus des pêcheurs.

Les **Culicidés** sont les « moustiques » proprement dits. Leurs corps et leurs ailes sont couverts de poils souvent écailleux, dont certains forment une frange le long du bord postérieur des ailes. Le prothorax ne forme pas de bosse. Les femelles de beaucoup d'espèces sont pourvues de pièces buccales piqueuses. Les larves et les pupes sont toujours aquatiques, ces dernières étant munies de cornes respiratoires thoraciques et de palettes natatoires. Deux mille espèces sont réparties en cinq sous-familles. Les Chaoborinés ou « corèthres », à larves aquatiques transparentes, ne contiennent pas d'espèces hématophages. Les Mégarhininés sont exclusivement floricoles et leurs larves attaquent celles des autres moustiques. En revanche, bien des espèces d'Anophélinés, d'Aédinés et de Culicinés ont une extrême importance du point de vue médical et vétérinaire, car leurs femelles, hématophages, transmettent de nombreux agents pathogènes, comme des virus, des hématozoaires, des Vers, et des parasites divers.

Super-famille des Psychodoidea

Les représentants de cette super-famille ont des antennes semblables dans les deux sexes, des ailes souvent pointues à l'extrémité, et une taille généralement inférieure à 2 mm. Parmi les cinq familles, la plus importante est celle des **Psychodidés**, dont les sujets sont couverts de poils écailleux et dont les ailes sont disposées en toit au repos. Dans la sous-famille des Phlébotominés, le corps est peu velu et le thorax est très bombé; les femelles, hématophages, transmettent à l'homme des Flagellés parasites, agents de maladies appelées leishmanioses. Chez les Psychodinés, moucherons très velus ressemblant à de minuscules Papillons, et communs dans les endroits humides, les adultes se nourrissent de nectar ou de matières organiques.

★ *Groupe des Blépharocériformes*

Ces Nématocères, au corps presque glabre, possèdent des ailes très larges, parcourues par de nombreux plis simulant des nervures. Leurs larves, torrenticoles, sont munies de ventouses adhésives. Les Blépharocériformes comprennent deux petites familles, dont une est celle des **Blépharocéridés,** assez largement répandue dans les régions montagneuses du monde entier.

Sous-ordre des Brachycères

Les Brachycères sont caractérisés par des antennes composées de trois articles dissemblables, portant un *style* toujours terminal et souvent annelé. La fente d'éclosion imaginale est droite ou du moins non circulaire. Les Brachycères se subdivisent en deux groupes :

★ *Groupe des Homéodactyles*

Chez les Homéodactyles, les pattes sont dépourvues d'épines, et les tarses portent trois pelotes dont la médiane est l'*arolium*. Les yeux des mâles sont généralement contigus. Trois super-familles constituent ce groupe.

Super-famille des Stratiomyoidea

Au repos les ailes des Stratiomyoidea sont repliées l'une sur l'autre comme les lames d'un ciseau. Les couleurs de ces Brachycères sont souvent vives, et parfois métalliques. La famille principale, celle des **Stratiomyidés,** compte mille quatre cents espèces, vivant dans les zones marécageuses; leurs larves sont souvent aquatiques et leurs pupes s'abritent dans la dernière exuvie larvaire.

Super-famille des Tabanoidea

Au repos les ailes des Tabanoidea sont écartées du corps. Les cuillerons sont bien développés. Les pupes sont libres. Les deux familles principales sont celles des Tabanidés et Rhagionidés.

Les **Tabanidés,** communément appelés taons, ont un corps trapu de couleur généralement terne, mais leurs grands yeux sont souvent pourvus sur le vivant de bandes mordorées. L'appareil buccal est vulnérant et les femelles hématophages attaquent l'homme et le bétail en transmettant parfois des filaires, en Afrique tropicale notamment. Les larves prédatrices vivent dans les sols humides, et parfois même dans l'eau. Cette famille comprend trois mille espèces.

Les **Rhagionidés,** qui comptent cinq cents espèces, ont un corps assez élancé de teintes claires, souvent assez vives, et des pièces buccales formant une trompe allongée. Les larves, d'ordinaire prédatrices comme les imagos, construisent parfois, dans les terrains sablonneux, des pièges en entonnoirs comparables à ceux des fourmilions *(Vermileo)*.

Super-famille des Nemestrinoidea

Chez les Nemestrinoidea, l'appareil buccal est atrophié, ou forme une longue trompe. Le thorax est dépourvu de grandes soies, mais il est souvent couvert d'une fourrure

dense. Les larves parasitent des Arthropodes. La plus importante des deux familles est celle des **Oncodidés** qui comprend des mouches, à corps globuleux et à tête minuscule, dont les larves parasitent des Araignées.

★ Groupe des Hétérodactyles

Chez les Hétérodactyles, les pattes sont armées d'épines et les tarses ne portent que deux pelotes, séparées par une soie dressée. Le corps est recouvert de nombreuses soies dressées ou d'une fourrure dense. Les yeux des mâles sont rarement contigus. Deux super-familles constituent ce groupe.

Super-famille des Asiloidea

Les mouches, particulièrement velues, ont un vol rapide. Un épaississement costal entoure les ailes. Des six familles, nous traiterons seulement des deux principales.

Les **Asilidés** ont des pièces buccales formant une trompe courte et acérée. Les imagos sont prédateurs d'autres Insectes, alors que les larves, terrestres, sont le plus souvent saprophages. On ne compte pas moins de cinq mille espèces dans cette famille.

Chez les **Bombylidés**, la trompe est souvent longue et grêle, et le corps généralement couvert d'une épaisse fourrure. Ces mouches floricoles, au vol rapide, butinent comme les abeilles solitaires, dont leurs larves sont parasites. Cette famille renferme trois mille espèces.

Super-famille des Empididoidea

Chez les Empididoidea, l'épaississement costal n'entoure pas l'aile et le tégument qui porte de grandes soies espacées n'est pas recouvert de fourrure. Ces mouches sont toujours prédatrices. On dénombre deux familles principales.

Les **Empididés**, qui comprennent trois mille espèces, ont une coloration terne souvent noirâtre, une tête globuleuse à trompe le plus souvent longue, et leurs larves, saprophages ou prédatrices, vivent dans la terre humide ou le bois pourri.

Chez les **Dolichopodidés**, la coloration est verte ou bleue à reflets métalliques. Plus de trois mille espèces fréquentent les endroits humides et le bord des eaux; leurs larves sont prédatrices.

Sous-ordre des Cyclorrhaphes

Chez les Cyclorrhaphes, les antennes à trois articles sont toujours pourvues d'une *arista* non apicale, insérée dorsalement sur le dernier article. Les larves sont acéphales, sauf chez les Syrphides. L'éclosion imaginale se fait par une fente circulaire du puparium. Deux groupes très inégaux par le nombre de leurs représentants constituent ce sous-ordre.

★ Groupe des Aschizes

Les Aschizes ont un front dépourvu de *ptilinum* et de lunule, et la cellule alaire cubitale est en général allongée. Ce groupe se divise en trois super-familles.

Super-famille des Lonchopteroidea

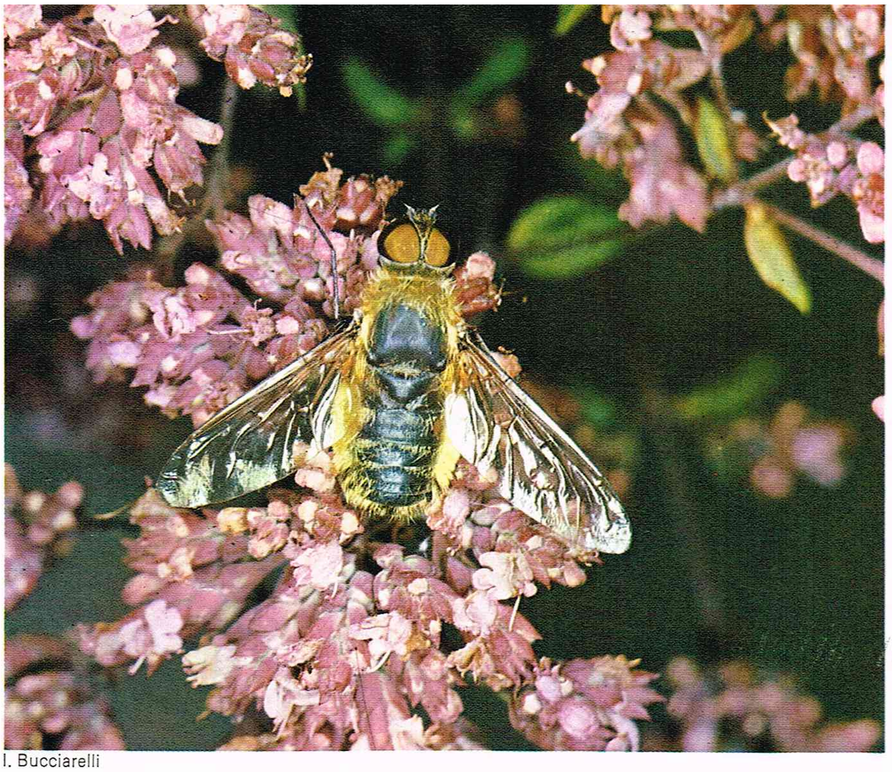
Les ailes sont pointues à l'apex et entourées par l'épaississement costal. L'unique famille, celle des **Lonchoptéridés**, comprend de petites mouches de 3 à 5 mm d'envergure, qui fréquentent les plantes basses dans les endroits humides.

Super-famille des Phoroidea

Chez les Phoroidea, les ailes, arrondies à l'apex, ne sont pas entourées par l'épaississement costal. La taille de ces Insectes est petite (0,5 à 5 mm). Trois familles principales forment cette super-famille.

Chez les **Phoridés**, les ailes sont caractérisées par les nervures du bord antérieur beaucoup plus marquées que les autres. L'aptérisme est fréquent. Ces petites mouches noirâtres courent par saccades et recherchent les matières organiques ou les cadavres en décomposition. Plusieurs espèces sont commensales ou parasites, notamment dans les fourmilières et les termitières. Plus de mille espèces composent cette famille.

Les **Thaumatoxénidés** et les **Termitoxénidés**, dont les femelles sont aptères et les formes très particulières, groupent une trentaine d'espèces vivant uniquement dans les termitières en Afrique et en Asie tropicales.



I. Bucciarelli

▲ *Un Diptère Bombylidé,* **Antrax hotteytottus.**

Super-famille des Syrphoidea

Les ailes sont caractérisées par un épaississement linéaire, la *vena spuria* qui simule une nervure, sans être reliée aux véritables nervures. Le corps est dépourvu de grandes soies dressées. Cette super-famille ne comprend que deux familles.

Les **Syrphidés** sont des mouches de taille moyenne ou grande, dont la configuration en bandes jaunes sur fond noir les fait ressembler à des abeilles ou à des guêpes. Les adultes sont floricoles, alors que les larves sont saprophages, phytophages, ou encore prédatrices (souvent de pucerons), parfois commensales dans les nids d'Insectes sociaux. On compte cinq mille espèces dans cette famille.

Les **Pipunculidés** ont une grosse tête hémisphérique, presque entièrement occupée par les yeux et les ailes très longues par rapport au corps de petite taille (3 à 6 mm). Les larves sont toujours parasites d'Homoptères Cercopides, Jassidés et Fulgoridés. On connaît quatre cents espèces de Pipunculidés.

★ Groupe des Schizophores

Ce groupe est caractérisé par la présence d'une suture frontale correspondant au *ptilinum*, et d'une lunule. La cellule cubitale est très courte. L'étude systématique de ce vaste groupe, au moins aussi riche en représentants que tous les autres Diptères réunis, est difficile. En position isolée, on y trouve d'abord la super-famille des *Conopoidea*, représentée seulement par les **Conopidés**. Ceux-ci ressemblent aux Syrphidés, malgré leurs antennes coudées à angle droit et la longueur de leur trompe. Adultes, ils sont floricoles, alors que leurs larves sont parasites d'Hyménoptères. Le reste des Schizophores se divise en deux groupes.

Chez les *Haplostomates* ou *Acalyptères*, le deuxième article des antennes n'est pas parcouru sur toute sa longueur par un sillon. Les cuillerons sont peu ou pas développés. On compte plus de cinquante familles, presque toutes riches en représentants, généralement de petite taille, réparties en sept « sections » par les spécialistes.

Trypetidea

Les Trypetidea ont des ailes le plus souvent tachées, un tube de ponte sclérifié chez les femelles; leurs larves sont phytophages. Ils comptent quinze familles dont les deux principales seront seules étudiées.

Chez les **Trypétidés** ou mouches des fruits, les ailes sont presque toujours tachées et elles présentent deux fractures sur la nervure costale. Les larves, couvertes de petites épines, se développent dans des tissus végétaux vivants, surtout dans les fruits. Parmi les deux mille espèces de cette famille, un bon nombre sont très nuisibles.

Chez les **Agromyzidés** qui comptent mille espèces, les ailes sont hyalines et n'ont qu'une seule fracture costale. Les larves, dépourvues d'épines, minent généralement les feuilles et sont parfois nuisibles.

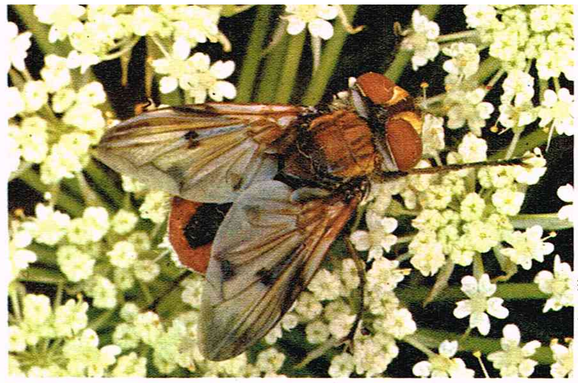
▼ **Syrphus ribesii,** *comme beaucoup d'autres Syrphidés (Cyclorrhaphes Aschizes), ressemble à un Hyménoptère supérieur (dans ce cas à une guêpe).*



S. Lombardi



J. Carayon



I. Bucciarelli

▲ *A gauche, un Diptère Trypétidé commun,* **Urophora cardui** *(Cyclorrhaphes Schyzophores) dont les larves se développent dans les tiges des chardons; à droite, un Diptère Tachinaire,* **Phasia crassipennis** *dont la larve se développe, comme celle des autres Phasiinés, en parasite d'Hémiptères.*

Tetanoceridea

Le tube de ponte des femelles n'est pas sclérifié, et les ailes sont rarement tachées. Parmi les dix familles, trois seront étudiées.

Les **Piophilidés** présentent une fracture costale. Ce sont de petites mouches noirâtres dont les larves, saprophages, se développent souvent dans les denrées animales (mouche des fromages) et peuvent sauter. Environ cinquante espèces sont connues.

Les **Diopsidés** comptent une cinquantaine d'espèces de mouches tropicales, remarquables par leur tête, dont les antennes et les yeux sont aux extrémités de deux très longs processus latéraux. Les larves sont saprophages, parfois phytophages et nuisibles au riz.

Chez les **Tétanocéridés,** la nervure costale, sans fracture, porte de petites épines, les ailes sont souvent marbrées. Deux cents espèces fréquentent surtout les endroits humides des régions tempérées.

Lauxanidea

Ces mouches, toujours très hygrophiles, aux ailes peu développées, ont un vol faible et lent. Parmi les dix familles, la plus remarquable est celle des **Célyphidés,** dont les représentants, uniquement tropicaux, ont un scutellum sclérifié et très développé qui couvre tout l'abdomen.



C. Bevilacqua

▲ *La mouche « tsé-tsé »,* **Glossina palpalis,** *appartient aux Cyclorrhaphes Muscidés; elle ressemble à une mouche domestique mais possède une longue trompe vulnérante.*

Drosophilidea

La nervation alaire est plus ou moins réduite et le tube des femelles est télescopique et peu sclérifié. Parmi les seize familles, seules les principales sont traitées ici.

Les **Drosophilidés,** plus connus sous le nom de mouches du vinaigre, ont deux fractures costales et une arista plumeuse et une coloration souvent rousse ou brun clair. Le tégument des larves est couvert de spinules; le puparium est pourvu de cornes respiratoires thoraciques. Ces mouches sont souvent attirées par les matières en fermentation et les larves, en majorité saprophages, se développent fréquemment dans les fruits gâtés. On compte plus de mille espèces.

Les **Éphydridés** sont des mouches noirâtres, de taille moyenne, supérieure à celle des drosophiles. Une forte épine fait saillie sur le deuxième article des antennes. Les larves, à cuticule épaisse, sont pourvues de pseudopodes épineux. Les adultes fréquentent le bord des eaux, et les larves, souvent aquatiques, sont capables de se développer dans des milieux liquides très particuliers (pétrole, formol, etc.).

Chez les **Chloropidés,** la teinte générale est souvent claire, et le thorax est rayé de bandes noires. Les yeux sont verts ou pourpres. Les larves, souvent phytophages, sont parfois très nuisibles *(Oscinis, Chlorops).*

Braulidea

Les Braulidea sont communément appelés poux des abeilles. L'unique famille, celle des **Braulidés,** comprend le seul genre *Braula* qui compte deux espèces. Ces petits Insectes aptères ont un corps globuleux et vivent dans les ruches aux dépens de la pâtée pollinique distribuée aux larves d'abeilles.

Pupipara

Ces Diptères, tous ectoparasites d'Oiseaux et de Mammifères, présentent un corps à segmentation peu distincte, des ailes souvent réduites, des pattes aux hanches largement séparées et aux tarses pourvus de fortes griffes. Les larves se développent entièrement ou presque dans l'organisme maternel. Il n'y a que trois familles.

Chez les **Hippoboscidés** la tête, enfoncée dans une excavation du bord antérieur du thorax, est pourvue d'antennes et d'yeux bien développés. Trois cents espèces, parmi lesquelles on peut citer les hippobosques, parasites des chevaux et du bétail, les mélophages, parasites du mouton, et les ornithomyies, parasites d'Oiseaux.

Les **Nyctéribiidés** ont une tête très petite, dépourvue d'yeux, repliée en arrière et logée dans une gouttière sur le dos du thorax. Les cent espèces sont toutes aptères et parasites de chauves-souris.

Les **Stréblidés** n'ont pas d'yeux et leur tête n'est pas repliée en arrière. Les ailes sont plus ou moins développées. On compte une cinquantaine d'espèces, parasites de chauves-souris tropicales.

Gasterophilidea

Ils sont représentés par la seule famille des **Gastérophilidés.** Ces mouches au vol rapide sont couvertes d'une fourrure dense. Leurs larves sont toujours parasites des Mammifères ongulés dont elles habitent le tube digestif. On en compte trente espèces.

Chez les *Thécostomates* ou *Calyptères,* le deuxième article des antennes est parcouru par un sillon sur toute sa longueur, et les cuillerons sont bien développés. Ce groupe comprend deux super-familles.

Super-famille des Muscicoidea

Les Muscicoidea sont caractérisés par l'absence d'une rangée de grandes soies dressées sous les stigmates thoraciques postérieurs (soies hypopleurales). Il n'y a que deux familles.

Les **Scatophagidés** ont les yeux largement séparés, chez les mâles comme chez les femelles. Ces mouches, saprophages, coprophages et parfois prédatrices, présentent une fourrure jaune chez les espèces les plus communes. Les larves ont des régimes alimentaires très divers. On connaît environ cinq cents espèces.

Les **Muscidés** ont des yeux très rapprochés ou contigus chez les mâles. La biologie des larves et des imagos est extrêmement variée. Quatre mille espèces au moins sont réparties en onze sous-familles, dont les plus importantes sont les Anthomyinés, les Muscinés, les Stomoxinés (hématophages chez les deux sexes) et les Glossininés (glossines ou mouches tsé-tsé).

Super-famille des Tachinoidea

Chez les Tachinoidea, la rangée de soies hypopleurales est toujours présente. Les trois familles principales sont décrites ici.

Chez les **Calliphoridés**, la région dorsale du thorax, située sous le scutellum (postscutellum), ne forme pas une saillie prononcée. Les larves, saprophages, se développent souvent dans la viande en décomposition « mouches à viande »), avec une tendance marquée au parasitisme facultatif ou obligatoire; elles provoquent alors des myiases chez leur hôte. Cette famille ne compte pas moins de deux mille espèces, dont les plus communes sont les *Calliphora* (mouches bleues), les *Lucilia* (mouches vertes) et les *Sarcophaga* (mouches à damier).

Le postscutellum des **Tachinidés** forme une saillie nette. Ces mouches, d'aspects très divers, sont ordinairement de couleur terne ou sombre. Les larves sont toujours parasites obligatoires d'Invertébrés, le plus souvent d'Insectes. Cette vaste famille comprend au moins trois mille espèces connues, dont beaucoup sont des auxiliaires de la lutte contre les Insectes nuisibles.

Les **Œstridés** sont faciles à distinguer des précédents par leur corps dépourvu de grandes soies dressées et par l'atrophie de leurs pièces buccales. Les imagos, dont la vie est très courte, déposent leurs œufs près des naseaux ou dans les yeux des Mammifères. Les larves, courtes, cylindriques ou ovales, sont couvertes de bandes d'épines, et se développent toujours en parasites, d'ordinaire dans les sinus frontaux, parfois dans le pharynx ou le larynx, chez les Mammifères sauvages, moutons, chèvres, et rarement chez l'homme.



C. Bevilacqua

▲ *Le mâle du Scarabaeidae* **Dynastes hercules** *est un des plus grands Coléoptères. Il vit aux Antilles et atteint 10 cm. Noter la corne de la tête et celle du prothorax dont la femelle est dépourvue.*

Super-ordre des Coléoptéroïdes

Il est principalement constitué par l'ordre immense des Coléoptères, que l'on rapproche parfois, mais sans preuves réelles, des Névroptéroïdes, en raison notamment de certaines ressemblances entre leurs formes larvaires. Le petit ordre des Strepsiptères, aux affinités longtemps discutées, semble bien faire partie aussi des Coléoptéroïdes.

Ordre des Coléoptères

Les Coléoptères sont des Insectes Holométaboles à pièces buccales de type broyeur (à de très rares exceptions près), dont les ailes antérieures, ou élytres, sont transformées en étuis rigides qui se juxtaposent sans se recouvrir et qui cachent généralement le mésothorax (sauf le scutellum), le métathorax, et l'abdomen. Le prothorax constitue, avec la tête, l'avant-corps, qui est séparé de l'arrière-corps, ce dernier étant formé par le mésothorax, le métathorax et l'abdomen unis en un bloc rigide. Les ailes postérieures membraneuses se replient sous les élytres. Théoriquement l'abdomen est formé de neuf segments, mais certains sont disparus ou cachés. L'appareil reproducteur mâle est rétracté dans l'abdomen au repos. Les tubes de Malpighi sont le plus souvent au nombre de six. Les larves sont de type campodéiforme, tout au moins chez les espèces primitives. Les nymphes sont libres ou à demi obtectées, très rarement enfermées dans un cocon.

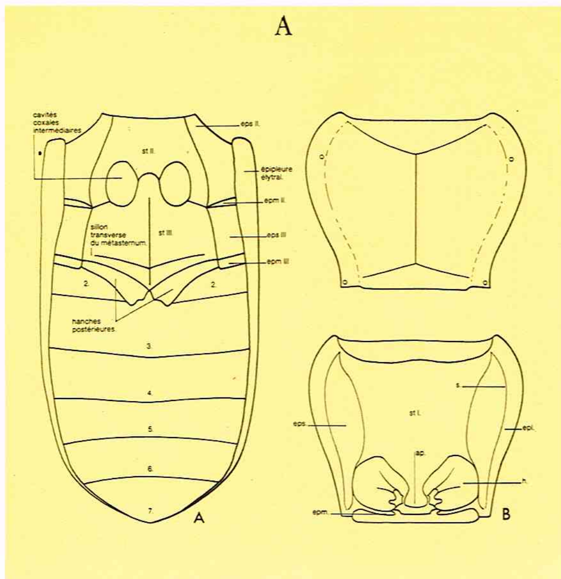
On connaît environ quatre cent cinquante mille espèces de Coléoptères, mais le nombre réel d'espèces semble être au moins le double. Les Coléoptères représentent donc, à eux seuls, le tiers des espèces du monde animal. Ainsi une famille géante comme celle des Curculionidae a autant d'espèces que l'ensemble des Vertébrés. Les Coléoptères ont colonisé tous les milieux terrestres, des grottes profondes jusqu'aux hautes montagnes ; ils habitent aussi les eaux douces, les eaux sursalées et même la zone de balancement des marées. Ils représentent un groupe relativement homogène au point de vue morphologique mais très diversifié au point de vue biologique.

La tête des imagos, généralement de type prognathe, n'a guère de traces des sutures primitives à l'exception de la suture clypéofrontale et parfois de la suture occipitale. La gula est souvent bien visible et limitée par les sutures gulaires ; elle a disparu chez les Curculionidae chez lesquels les sutures gulaires sont confluentes. Les yeux composés manquent chez les espèces cavernicoles et endogées ; les ocelles sont rares : on trouve un ocelle médian impair chez certains Dermestidae. Les antennes sont variables : le nombre habituel d'articles est de onze, mais il existe de nombreuses variations dans la forme et le nombre des articles antennaires, ce qui permet de définir les familles, les genres et les espèces. Les pièces buccales sont de type broyeur avec des modifications de détail qui correspondent à des régimes alimentaires différents : soit carnivores, soit phytophages (l'alimentation est même en partie liquide chez beaucoup de Scarabaeidae coprophages). Chez l'imago des Curculionidae, la pointe des mandibules se détache par autotomie. Dans quelques rares cas les pièces buccales ne sont pas broyeuses. Chez les Meloïdes floricoles des genres *Nemognatha* et *Leptopalpus*, qui pompent le nectar à l'aide d'une trompe, les galéas et les lacinias maxillaires sont étirées et soudées en une sorte de canal. Chez les Cerylonidae on assiste au passage progressif du type broyeur au type piqueur par étirement des mandibules et de leur lacinia ainsi que des galéas et lacinias maxillaires ; ces pièces deviennent des stylets piqueurs

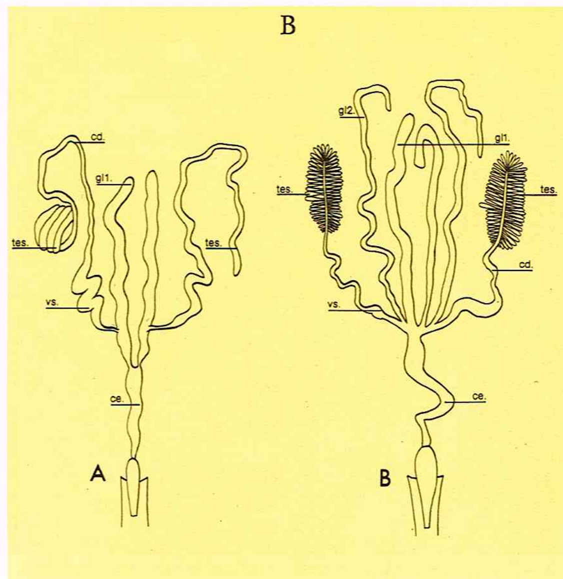
enfermés dans une gaine formée par le labre très allongé, le tout rappelant la trompe des Tabanides. Les *Aculagnathus* et *Cautomus*, qui ont ce type de pièces buccales, doivent piquer et sucer des microarthropodes présents dans le sol où ils vivent.

Le *thorax* comprend un prothorax indépendant des deux autres segments, constitué par un seul sclérite dorsal, ou pronotum, dont un repli ventral forme l'épipleure. Sur la face ventrale les pièces pleurales sont plus ou moins visibles. Chez les Adephaga, elles sont unies aux épipleures par des sutures appelées sutures notopleurales; dans le sous-ordre des Polyphaga toute trace de ces sutures a disparu. Le méso- et le métathorax, unis à l'abdomen en un bloc compact, forment le ptérothorax. Ils sont plus complets que le prothorax : dorsalement chaque segment a les sclérites habituels : préscutum, scutum, scutellum et postnotum. Mais les élytres cachent entièrement cette structure au repos, et seul le scutellum (ou écusson) du mésothorax est visible. Sur la face ventrale on distingue les sternites, épisternes et épimères dont la disposition est fort variable et fournit de bons critères pour la classification.

Les *élytres* correspondent aux ailes mésothoraciques très modifiées, transformées en étuis cornés dont la nervation est simplifiée. Leur dureté est due à la grande épaisseur de l'endocuticule ainsi qu'à la présence de piliers qui réunissent la face supérieure et la face inférieure. Les élytres peuvent être plus ou moins réduits et découvrir une partie de l'abdomen (chez les Staphylinidae); ils manquent totalement chez les femelles de *Pachypus* (Scarabaeidae). Les ailes métathoraciques, membraneuses, sont absentes chez beaucoup d'espèces aptères (Carabidae, Tenebrionidae, Curculionidae) qui ne peuvent plus voler. Dans ces cas, les élytres sont souvent soudés entre eux ou réunis par des systèmes de coaptation. Il existe, chez certaines espèces, des formes ailées et des formes microptères dont le déterminisme semble d'origine génétique. La caractéristique principale de l'aile membraneuse des Coléoptères est que la partie distale peut se replier sous la partie proximale, l'ensemble venant s'abriter sous les élytres au repos. Ce système de pliage a entraîné des modifications profondes de la disposition des nervures. Trois types principaux de dispositions peuvent être distingués : le *type adépha-*

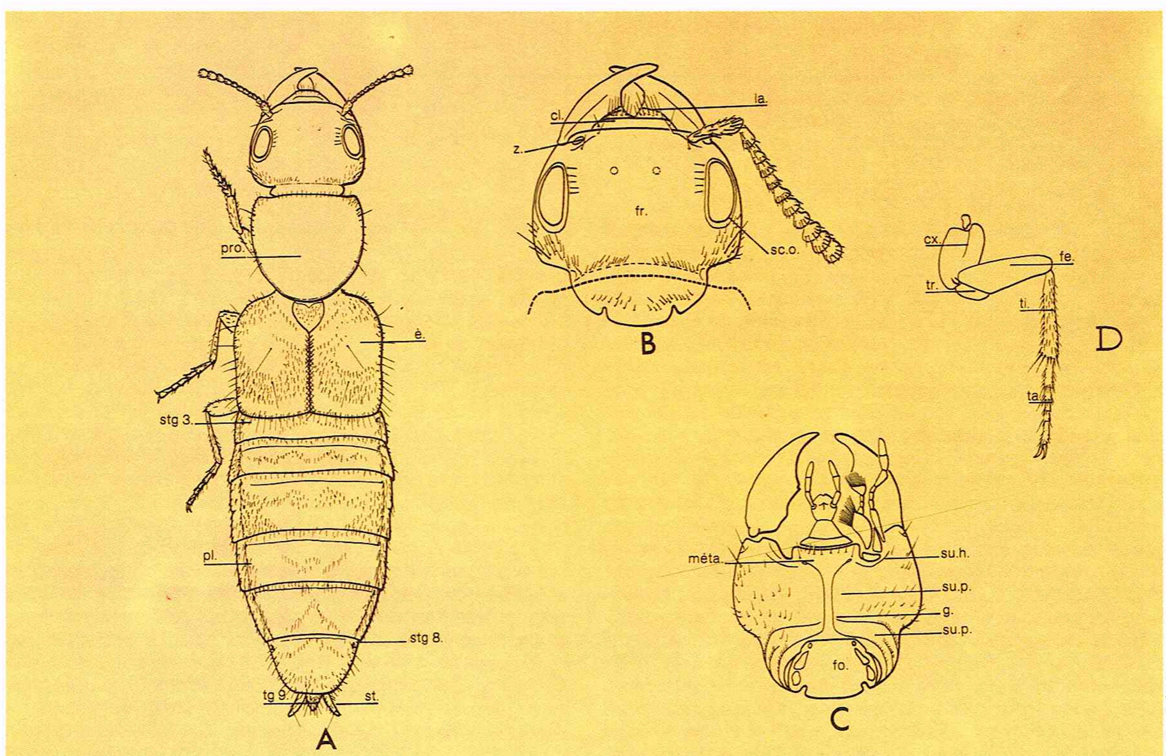


G. Hodebert



G. Hodebert

▶ *A gauche, A, structure thoracique et abdominale d'un Adephaga : Carabidae du genre* Pterostichus *: 2 à 7, segments abdominaux visibles (le premier est disparu); st II et st III, méso- et métasternum; eps II et eps III, épisternes du méso- et du métathorax; epm II et epm III, épimères du méso- et du métathorax. Noter la séparation en deux du deuxième segment abdominal et le sillon transverse du métasternum; B, prothorax d'un Carabidae,* Duvalius simoni *(en haut face dorsale, en bas face ventrale) : ap, apophyse prosternale; epl, épipleure; epm, épimère prothoracique; eps, épisterne prothoracique; h, hanches antérieures; s, suture notopleurale; st I, prosternum. A droite, appareil reproducteur mâle des Coléoptères, A, chez les Adephaga, B, chez les Polyphaga; cd, canal déférent; ce, canal éjaculateur; gl, glandes accessoires (gl1, ectadénies, gl2, mésadénies); tes, testicules; vs, vésicule séminale.*



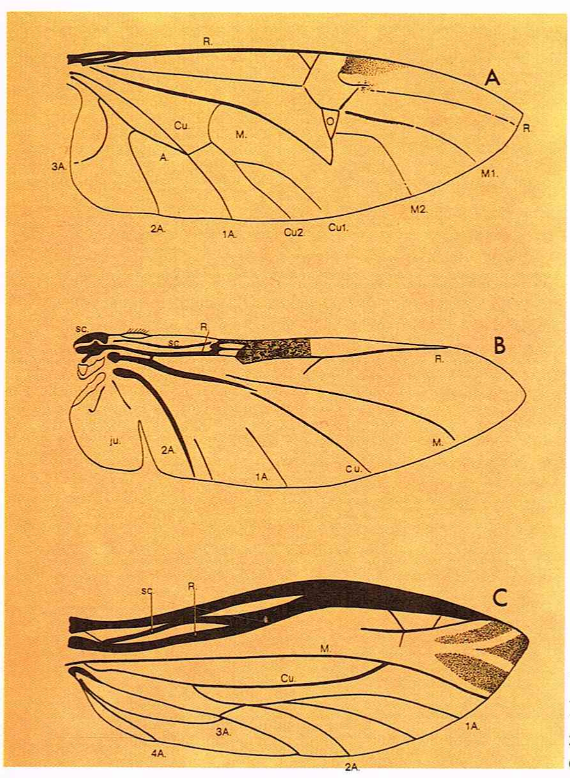
G. Hodebert

▶ *Morphologie du Staphylinidae,* Creophilus maxillosus, *A, vue dorsale; B, détail de la tête en vue dorsale; C, détail de la tête en vue ventrale; D, patte antérieure gauche : cl, clypeus; cx, coxa; é, élytre; fe, fémur; fo, foramen occipital; fr, front; g, gula; la, labre; méta, métatentorina; pl, pleurites; pro, pronotum; sc. o, sclérite oculaire; stg 3, stigmate métathoracique; stg 8, huitième stigmate abdominal; st, styles; su. h, suture hypostomiale; su. p, suture postoccipitale; tg 9, neuvième tergite; ta, tarse; ti, tibia; tr, trochanter; z, zone d'articulation de l'antenne.*

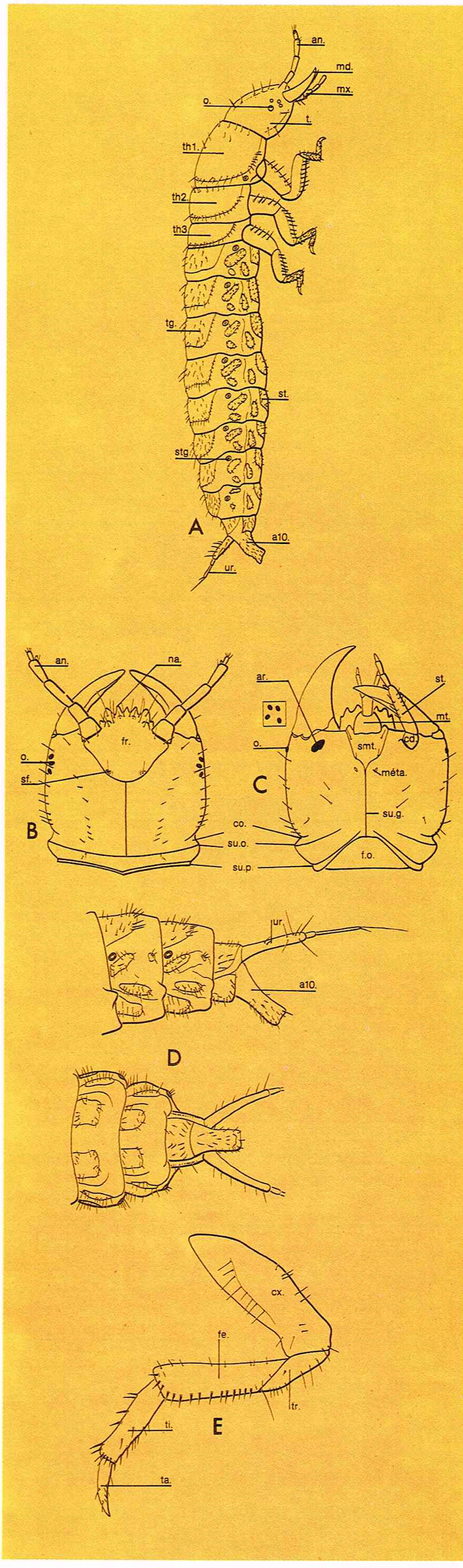
gien, dans lequel il existe une cellule fermée, ou *oblongum*, qui fonctionne comme une charnière lorsque l'aile se replie, et qui est formée par deux nervures transverses supplémentaires unissant les deux nervures médianes M_1 et M_2; le *type staphylinidien*, caractérisé par la disparition presque totale de toutes les nervures transversales; le *type cantharidien*, où les nervures transverses sont développées et où l'on observe, dans la partie distale, la réunion de la médiane M et de la cubitale Cu, ce qui forme une boucle caractéristique. Ces deux dernières catégories n'ont pas de valeur systématique; elles se retrouvent dans des groupes très divers, à l'exception des Adephaga. Chez les Ptiliidae et divers autres Coléoptères de petite taille, l'aile se réduit à un moignon filiforme garni de longues soies.

Les *pattes* sont adaptées à la marche ou à la course dans la plupart des cas; chez divers Scarabaeidae et Carabidae, elles sont fouisseuses; chez les espèces aquatiques, les pattes postérieures sont modifiées en rames natatoires.

L'*abdomen* a une structure variable qui sera exposée dans la partie systématique. Le neuvième urite et souvent le huitième sont invaginés dans l'abdomen au repos. L'urite IX constitue le segment génital et, chez les femelles, son sternite est divisé en deux hémisternites entre lesquels s'ouvre l'orifice génital, et qui portent chacun un appendice articulé, ou *style*. Les styles peuvent être plus ou moins modifiés en organes qui creusent le sol afin de permettre la ponte. C'est le cas des Adephaga, et de certains Silphidae. Chez les Cerambycidae, l'urite VIII et l'urite IX peuvent se dévaginer comme les éléments d'une longue-vue et former un organe de ponte qui va déposer les œufs dans les crevasses de l'écorce des arbres. Chez les mâles, le segment génital est de forme très variable. Il est souvent réduit au tergite et flanqué de chaque côté par les pleurites réunis en une longue tige gastrale ou *spiculum*, donnant insertion aux muscles de l'organe copulateur. Ce dernier, ou *édéage*, est extrêmement variable d'une famille à l'autre. Le type primitif comprend un lobe médian, en position distale, articulé sur le tegmen situé en position proximale. Ce tegmen est constitué par une pièce basale flanquée de deux styles latéraux aussi développés que le lobe médian; c'est pourquoi l'édéage, qui paraît formé de trois éléments, est dit trilobé. La partie terminale du canal éjaculateur forme le sac interne, orné de phanères dont la disposition est, dans chaque espèce, caractéristique, et dont le rôle est de pousser le spermatophore dans les voies génitales de la femelle.



G. Hodebert



G. Hodebert

◀ *A gauche, trois types de nervation alaire chez les Coléoptères; A, chez un Adephaga; B, chez un staphylin; C, chez* **Cantharis**; *o, oblongum; sc, sous-costale; R, radiale; M, M 1, M 2, médiane; Cu, Cu 1, Cu 2, cubitale; 1 A, 2 A, 3 A, 4 A, anales; ju, jugum. A droite, larve de Staphylinidae,* **Creophilus maxillosus**, *A, vue de profil : an, antenne; a 10, dernier segment abdominal (pygopode); md, mandibule : mx, maxille; o, ocelles; st, stipe; stg, stigmates; t, tête; tg, tergites abdominaux; th 1, th 2, th 3, segments du thorax; ur, urogomphe; B, tête face dorsale; C, tête face ventrale; an, antenne; ar, zone d'articulation de la maxille sur la capsule céphalique; cd, cardo; co, cou; f. o, foramen occipital; fr, front; méta, métatentorina; mt, mentum; na, nasal; o, ocelles; sf, suture frontale; smt, submentum; st, stipe; su. g, suture gulaire; su. o, suture occipitale; su. p, suture postoccipitale; D, a 10, dernier segment abdominal (pygopode); ur, urogomphe; E, cx, coxa; fe, fémur; ta, tarse; ti, tibia; tr, trochanter.*



I. Bucciarelli

▲ *Larves de* Chrysomela populi *dévorant une feuille de peuplier.*

En général, l'anatomie des Coléoptères est simple et ne présente pas les complications que l'on peut trouver dans les autres ordres. Le *tube digestif* présente des variations nombreuses, dont certaines seront décrites dans la partie systématique. Le *système nerveux* est plus ou moins condensé. Un type très concentré existe chez les Scarabéides coprophages : ainsi, chez *Scarabaeus*, on trouve un gros ganglion prothoracique suivi, dans le mésothorax, d'un ganglion thoraco-abdominal unique provenant de la fusion de tous les autres ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.

L'*appareil reproducteur femelle* montre une grande diversité. Il existe tous les intermédiaires entre les *Meloe*, dont chaque ovaire renferme des centaines d'ovarioles, et certains charançons dont chaque ovaire est réduit à deux ovarioles. La réduction maximale est atteinte chez les Scarabéides coprophages, comme les *Ontophagus* et les *Scarabaeus*, qui n'ont plus que l'ovaire droit réduit à un seul ovariole. Chez les Coléoptères, les ovarioles sont de type méroïstique, chez les Adephaga, de type polytrophe, et de type télotrophe chez les Polyphaga. Les glandes annexes sont très variées. Une spermathèque est généralement présente et elle s'ouvre par un long canal dans le vagin ou dans la bourse copulatrice.

L'*appareil reproducteur mâle* des Adephaga comprend des testicules formés par un tube unique pelotonné sur lui-même, et celui des Polyphaga des testicules constitués de follicules réunis entre eux. Les glandes annexes sécrètent une substance qui entoure les faisceaux de spermatozoïdes et qui peut même, dans certains cas, former de véritables spermatophores.

Le développement et la morphologie larvaire. Les Coléoptères sont des Holométaboles. Les sexes sont séparés et le dimorphisme sexuel est parfois très marqué dans certaines familles comme les Scarabaeidae. Les œufs sont déposés au hasard sur le sol, ou bien enfoncés dans celui-ci, sous les écorces ou les tissus végétaux. Quelques espèces comme les *Hydrophilus* fabriquent des cocons ; les *Cassida*, pour leur part, construisent des oothèques. La fécondité est variable ; elle est de un ou deux œufs chez les *Micromalthus* et elle atteint plusieurs milliers d'œufs chez les Méloïdes.

Le type larvaire primitif des Coléoptères se rencontre chez les Carabidae et les Staphylinidae ; il correspond à une larve campodéiforme ayant une tête bien distincte, des pattes bien développées, le corps plus ou moins allongé, un abdomen formé de dix segments, deux urogomphes articulés. Ces larves sont actives, souvent prédatrices. Chez les Meloidae et chez d'autres espèces parasites, seul le premier stade larvaire est campodéiforme, mais les stades suivants sont plus ou moins dégénérés et dépourvus de pattes. Les larves des Cucujoidae représentent un type campodéiforme modifié, avec des urogomphes souvent absents et des pattes réduites. Les larves de type mélolonthoïde ou scarabéiforme sont épaisses, subcylindriques, recourbées en forme de C, à pattes courtes ; elles sont typiques des Scarabéides et se rencontrent aussi parmi d'autres familles comme les Anobiidae. Les larves, apodes, caractérisent beaucoup de familles : les Curculionidae ont des larves dites éruciformes, qui représentent un type extrême. Les larves de Cerambycidae et de Buprestidae appartiennent à ce type.

Comme chez tous les Holométaboles les larves de Coléoptères diffèrent profondément des adultes. La tête porte dorsalement une suture épicraniale en Y qui représente une ligne d'exuviation. La suture occipitale et la suture postoccipitale existent souvent, en particulier chez les Staphylinidae. A la face ventrale la gula est absente et les sutures gulaires réunies. Le labre peut être distinct ; il peut aussi être soudé au front en un sclérite fronto-clypéo-labral terminé en avant par une partie saillante et denticulée, qui a reçu le nom de *nasal*. C'est le cas des Adephaga, des Staphylinidae, des Elateridae. Les organes de la vision sont des yeux simples, ou ocelles. Les antennes sont formées de trois ou quatre articles, l'avant-dernier portant sur le côté externe un organe sensoriel qui a parfois été assimilé à un exopodite. Les maxilles sont de deux types : chez les Adephaga, beaucoup de Staphylinidae, et chez certains Elateridae, le stipe est allongé, la lacinia absente et le palpe situé dans le prolongement du stipe ; ce type semble caractéristique des formes prédatrices ; chez la majorité des Coléoptères, le stipe est court et large, la lacinia et la galéa forment un lobe interne et le palpe est en position latérale ; cette structure caractérise les formes phytophages et saprophages. Les trois *segments thoraciques* des larves sont peu différents les uns des autres. Les pattes sont de deux types : le type adéphagien et le type polyphagien. L'interprétation morphologique de la patte larvaire est sujette à discussion. On peut admettre que, chez les Polyphaga, les cinq articles correspondent à la coxa, au trochanter, au fémur, au tibia et au tarse ; chez les Adephaga, l'article supplémentaire est le médius situé entre le fémur et le tibia. Les segments abdominaux, au nombre de dix, portent des stigmates seulement sur les huit premiers segments. Le neuvième porte, chez les larves campodéiformes, des prolongements, ou urogomphes, dont la nature appendiculaire est discutée. Chez les larves fouisseuses, comme celles des Elateridae, ces urogomphes sont en forme de crochets rigides. Le dixième segment, qui porte l'anus, est nommé *pygopode*. Le développement des Coléoptères s'effectue généralement en trois stades larvaires. Mais, il existe des exceptions ; ainsi, chez certains Tenebrionidae, il peut y avoir jusqu'à quinze mues, et un Bathyscinae cavernicole comme *Speonomus longicornis* ne subit plus aucune mue.

Les nymphes sont nues, parfois semi-obtectées (comme chez les Staphylinidae), c'est-à-dire que le corps est recouvert d'une sécrétion élaborée lors de la dernière mue larvaire. Sur les nymphes, on observe presque toujours des saillies, des poils et des phanères qui n'existent pas chez l'imago. Il est toujours possible de reconnaître les diverses parties du corps ainsi que les ébauches des pattes, des ailes et des élytres. Le nombre de stigmates est réduit. Ainsi, chez le Staphylinidae *Creophilus maxillosus*, il existe huit paires de stigmates abdominaux, mais les quatre dernières débouchent dans des troncs trachéens oblitérés et ne sont donc pas fonctionnelles. Il n'y a plus que trois paires de stigmates abdominaux fonctionnels chez les Scarabéides coprophages. Certains Coléoptères se fabriquent un cocon de nymphose. Les Cerambycidae se construisent une loge nymphale à l'aide de débris ligneux.



I. Bucciarelli

▲ *Les Carabes sont nombreux dans les forêts et les montagnes.* **Carabus auratus** *est commun en France.*

Sous-ordre des Adephaga

Les caractères de ce sous-ordre sont les suivants : les sutures notopleurales du prothorax sont distinctes; les hanches postérieures, immobiles et unies au métasternum, divisent en deux le premier sternite abdominal visible; le premier sternite réel a disparu et les huitième et neuvième sternites sont involués dans l'abdomen; les tarses possèdent cinq articles; les ailes sont membraneuses, avec un oblongum; les tubes de Malpighi sont au nombre de quatre; les testicules sont formés par un tube unique pelotonné; les ovaires sont de type polytrophique; enfin, les larves ont la patte formée de six articles, la mandibule sans mola, et l'abdomen terminé par des urogomphes articulés.

Ce sous-ordre présente un ensemble de caractères primitifs (en particulier dans la structure de la patte larvaire) et de caractères évolués dans le sens d'une adaptation à la vie prédatrice. Il comprend une seule superfamille : les *Caraboidea*. On peut y distinguer deux groupes : les formes terrestres, aux hanches postérieures peu développées, et les formes aquatiques, dont les hanches postérieures sont plus ou moins grandes et atteignent parfois les élytres sur les côtés.

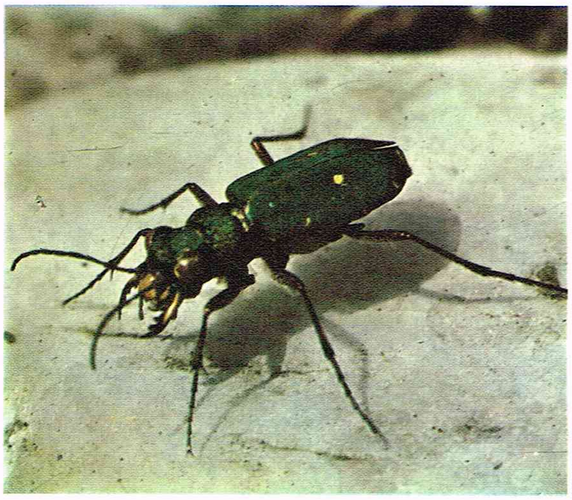
Les *Adephaga terrestres*

Les **Rhysodidae** constituent une petite famille d'une centaine d'espèces vivant dans le bois mort. Ce sont des Insectes aux antennes courtes et épaisses, avec des sillons longitudinaux sur la tête et le pronotum, et qui ont les hanches postérieures bien séparées. Une espèce, *Rhysodes sulcatus*, vit en France dans le pays basque.

Les **Cicindelidae** renferment des Insectes vifs et chasseurs dont la lacinia maxillaire forme une sorte de palpe biarticulé terminé par un crochet; le clypéus est étendu latéralement au-dessus de l'insertion antennaire et cache la base des mandibules. Les larves, très modifiées, chassent à l'affût dans des terriers; en forme de S, elles possèdent deux ou trois paires de crochets sur la face dorsale du cinquième urite, ce qui leur permet de se cramponner à la paroi. La tête et le pronotum constituent une sorte de disque qui obture l'orifice du terrier.



A. Margiocco



C. Bevilacqua

▲ *A gauche, un Paussidae myrmécophile de Java du genre* **Ceropterus.** *Les espèces de cette famille sont caractérisées par leurs antennes; à droite,* **Cicindela campestris,** *l'espèce la plus commune du genre.*

La sous-famille des *Collyrinae* comprend des espèces au corps grêle, répandues dans les régions tropicales, qui chassent dans les arbres les Insectes floricoles; leurs larves creusent leurs terriers dans le bois. La sous-famille des *Cicindelinae* renferme les cicindèles, dont plusieurs espèces vivent en France, à terre.

Les **Paussidae** comprennent environ cinq cents espèces, presque toutes myrmécophiles. Leurs antennes n'ont que deux articles, le deuxième correspondant à la réunion des articles II à XI normaux des autres Adephaga, avec des traces visibles de la fusion. Les larves très déformées ont les derniers segments abdominaux modifiés en un large organe glandulaire discoïde, sans doute en rapport avec leur mode de vie myrmécophile. Les Paussidae sont surtout tropicaux, mais il existe une espèce en France : *Paussus favieri.*

Les **Carabidae** représentent une importante famille d'environ vingt-cinq mille espèces réparties dans le monde entier. La plupart sont terricoles, vivant dans le sol, sous les pierres, dans les Mousses, au bord des eaux, ou dans les grottes. Les espèces arboricoles sont rares dans nos régions (genre *Lebia*) mais plus fréquentes dans les régions tropicales. La forme, la taille (de 1 mm chez certains *Anillus* à près de 10 cm chez les *Mormolyce*) et la couleur sont très variables. Les antennes de onze articles sont filiformes; les tibias antérieurs sont munis de deux éperons qui délimitent entre eux un « peigne », ou organe de toilette servant au nettoyage des antennes. Les larves sont de type campodéiforme, avec le labre fusionné au clypéus, et des urogomphes articulés.

Les Carabidae sont le plus souvent des prédateurs actifs la nuit, se nourrissant de vers de terre, de Mollusques et d'autres Arthropodes. Quelques espèces ont acquis secondairement un régime phytophage et peuvent devenir nuisibles, comme *Zabrus tenebrioides*, dont les imagos s'attaquent aux jeunes épis des céréales et dont les larves dévorent surtout les tiges et les plantules.

La famille des Carabidae comprend deux sous-familles : les *Carabinae* et les *Harpalinae*. Parmi les *Carabinae*, il faut citer la tribu des *Carabini* avec trois types principaux : les Carabes, les Calosomes et les *Cychrus*. Les Carabes sont des Insectes mesurant en général de 2 à 3 cm (le géant du groupe, *Procerus gigas* des Balkans, atteint 6 cm), aux couleurs souvent vives, aux ailes réduites ou absentes, qui ont formé des centaines d'espèces et de races géographiques dans la région paléarctique. Ils sont nombreux dans les forêts et les montagnes. *Carabus auratus* est commun en France; *Carabus auronitens* a des reflets métalliques rouge et vert; *Carabus solieri* est un endémique des Alpes de Provence en France et en Italie. Beaucoup de Carabes sont en voie de raréfaction en raison de la destruction de leurs biotopes et aussi à cause de la chasse intense qui leur est faite par des collectionneurs et des marchands cupides qui ravagent des stations entières. Un remarquable endémique italien, *Carabus olympiae*, est éteint pour cette raison depuis quelques dizaines d'années. Les Calosomes ont des mœurs arboricoles; ils sont plus trapus que les Carabes, volent, et sont d'utiles destructeurs de chenilles. Les *Cychrus* ont l'avant-corps étroit, ce qui leur permet de rechercher les escargots, dont ils font leur nourriture, jusqu'au fond de leur coquille. Les *Nebria*, aux pattes grêles et aux téguments mous, fréquentent surtout le bord des eaux et des névés; ils s'élèvent très haut en montagne. Les *Scarites* sont des fouisseurs dont les protibias sont munis de fortes dents et terminés par deux gros éperons; leur prothorax est séparé du mésothorax par un étroit pédoncule. La tribu des *Trechini* est immense. Elle rassemble des espèces ripicoles comme les *Bembidium*; des endogés comme les *Anillus*; des cavernicoles comme les *Aphaenops*. Les *Cillenus* vivent au bord de la mer, dans des fentes submergées à marée haute. Les *Harpalinae* comprennent beaucoup d'espèces à tendances phytophages, comme les *Ophonus* et les *Zabrus*. Le genre *Pterostichus* a plusieurs espèces endogées. Les *Lebia* vivent dans les arbres, où ils s'attaquent aux larves de Chrysomélides. *Lebia scapularis* est remarquable par ses hypermétamorphoses : de l'œuf sort une larve primaire active qui dévore une nymphe de la galéruque de l'orme *(Galerucella lutea)*; elle devient alors énorme et presque immobile, et se tisse un cocon à l'intérieur duquel elle mue. La deuxième larve qui apparaît est très différente de la première : immobile, elle vit de ses réserves avant de se nymphoser et de donner un imago. Ce type de développement avec existence d'une larve parasite, rare dans nos régions, est sans doute bien plus commun dans les régions tropicales où les Carabidae arboricoles sont nombreux; mais les larves et les cycles de ces espèces tropicales sont encore inconnus. Les *Mormolyce* sont remarquables par leur grande taille, leur tête allongée et surtout par les deux grandes expansions foliacées situées de chaque côté des élytres. Ils vivent en Indo-Malaisie, dans des Champignons lignicoles, et ils sont en voie de disparition. Les *Brachinus*, ou bombardiers, sont parmi les plus curieux des Carabidae. Ils se groupent sous les pierres et les débris végétaux en petites sociétés rudimentaires dont la cohésion est maintenue par l'attraction que les individus exercent les uns sur les autres. Le cycle de ces Insectes si communs n'est pas encore connu : on n'a pu obtenir, en élevage, que la larve primaire active, qui doit avoir besoin d'un hôte déterminé pour poursuivre son développement. On sait seulement que la larve d'une espèce de l'Amérique du Nord vit en ectoparasite d'une nymphe de Gyrinide. Les *Brachinus* possèdent un système défensif constitué par des glandes anales très modifiées qui élaborent, dans deux compartiments distincts, d'une part une solution d'eau oxygénée, et d'autre part une solution d'hydroquinone. Lorsque le *Brachinus* est menacé, ces produits passent dans la chambre d'explosion qui renferme des enzymes (catalases et peroxydases) produites par des cellules situées dans sa paroi. La catalase décompose l'eau oxygénée, et les hydroquinones sont oxydées par l'oxygène produit et transformées en quinones. Cette réaction dégage de la chaleur, la température pouvant atteindre 100 °C. Les quinones sont rejetées à l'extérieur sous la forme d'un petit nuage toxique de couleur rougeâtre dont l'odeur est perceptible par l'homme.

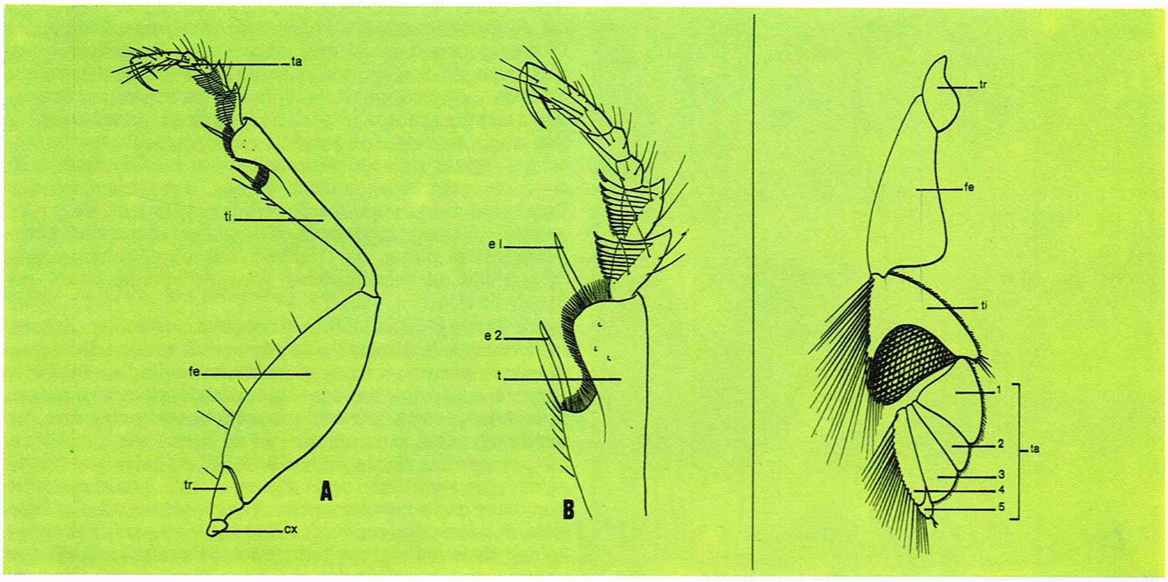
Les *Adephaga aquatiques*

Les **Dytiscidae**, avec quatre mille espèces, nombreuses surtout dans la région paléarctique, vivent dans les eaux courantes ou dormantes, et quelquefois dans les eaux thermales. Leurs pattes postérieures sont modifiées pour la nage; elles sont aplaties, bordées de longues soies; les antennes sont filiformes. Le corps est en général de forme ovalaire, peu hydrodynamique. Les *Dytiscus* atteignent 4 cm; les mâles ont des élytres lisses et les protarses dilatés et garnis de ventouses adhésives; les femelles ont les élytres sillonnés et les protarses non dilatés. Les larves pratiquent la digestion extraorale : la fente buccale est fermée, mais chaque mandibule possède un canalicule permettant d'injecter dans la proie une salive toxique et riche en sucs digestifs.

Les **Gyrinidae** comprennent les *Gyrinus*, ou tourniquets, qui se déplacent à la surface de l'eau grâce à leurs pattes postérieures transformées en rames courtes; les pattes antérieures sont longues; les yeux dédoublés permettent à la fois la vision dans l'air et sous l'eau. Les larves portent dix paires de trachéobranchies abdominales. Ce sont des Insectes carnivores vivant le plus souvent en petites troupes à la surface des eaux dormantes ou peu courantes.



◀ **Calosoma sycophanta,** ***Carabidae aux mœurs arboricoles, prédateur de chenilles.***



◀ ***A gauche, patte antérieure d'un Carabidae du genre* Trechus *:***
A, patte entière;
B, extrémité montrant les deux éperons terminaux (e1 et e2) du tarse délimitant l'organe de toilette (t); cx, coxa; fe, fémur; ta, tarse; ti, tibia; tr, trochanter.
A droite, patte postérieure de* Gyrinus *transformée en rame natatoire, large et aplatie; tr, trochanter; fe, fémur; ti, tibia; 1 à 5, les cinq articles du tarse (ta); le tibia et le tarse sont élargis et bordés de longs poils raides.

Sous-ordre des Archostemmata

Dans ce groupe, les sutures notopleurales sont distinctes et les ailes membraneuses pourvues d'un oblongum. Mais la structure de l'abdomen est de type cryptogastre et non de type Adephaga. Les ailes ne se replient pas au repos, mais s'enroulent par leur partie distale. La patte des larves a encore six articles.

L'ordre renferme une famille, les **Cupedidae,** dont des représentants très voisins des formes actuelles ont été retrouvés dans des couches datant du Permien. Ce sont des xylophages localisés aux régions chaudes. La position de la famille **Micromalthidae** est controversée; elle comprend une seule espèce, qui vit aux États-Unis, *Micromalthus debilis*, également xylophage, remarquable par son cycle de développement très complexe, unique chez les Coléoptères, et dont certains détails ne sont pas encore élucidés. Dans ses grandes lignes, ce cycle est le suivant. Une larve cérambycoïde apode peut se nymphoser et donner une femelle. Elle peut aussi donner une larve blanche très dégradée qui peut soit rester stérile et mourir, soit pondre un œuf unique (phénomène de pédogenèse); dans ce dernier cas, l'œuf donne une larve métrophage restant engagée dans les voies génitales de sa mère, aux dépens de laquelle elle se nourrit, et qu'elle finit par dévorer entièrement avant de se nymphoser et de se transformer en un mâle ailé; ou bien, encore, l'œuf donne naissance par viviparité à plusieurs larvules caraboïdes agiles qui muent et se transforment en larves cérambycoïdes. Ces dernières conduisent après la nymphose à des femelles ailées; mais elles peuvent aussi redonner des larves blanches à partir desquelles un nouveau cycle recommence.

Sous-ordre des Polyphaga

Tous les autres Coléoptères sont réunis dans cet immense sous-ordre. Les entomologistes ne se sont pas encore mis d'accord sur sa classification rationnelle en super-familles et en familles et nous n'indiquerons ici que les principales super-familles.

Les *Polyphaga* sont caractérisés par l'absence de sutures notopleurales au prothorax; par l'absence d'oblongum aux ailes membraneuses; par des testicules de type folliculaire; par des ovaires de type méroïstique télotrophe. Les larves ont des pattes formées de cinq articles.



◀ ***Spécimen de* Carabus auronitens.**

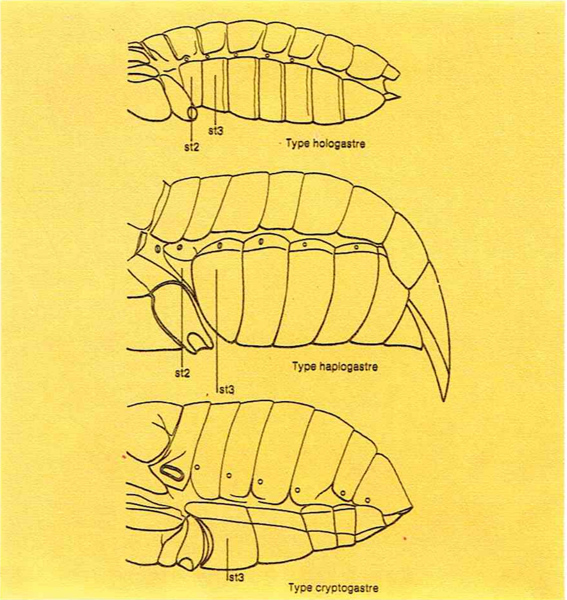


I. Bucciarelli

▲ *Le staphylin odorant,* **Ocypus olens,** *relève l'abdomen dans une posture d'intimidation.*

La structure abdominale fournit des données commodes pour la subdivision du sous-ordre. Dans tous les cas, il n'existe aucune trace visible extérieurement du premier urite; il n'en reste tout au plus que des vestiges logés à l'intérieur du corps. Chez les *hologastres* comme les *Cantharis* ou les *Lampyris*, le deuxième sternite est bien développé et semblable au troisième; il existe donc sept sternites apparents puisque le neuvième est invaginé dans l'abdomen. Chez les *haplogastres*, il ne subsiste du deuxième sternite que des restes latéraux parfois difficiles à voir; le premier sternite complet et nettement visible est donc, du point de vue morphologique, le troisième. Chez les *cryptogastres*, toute trace du deuxième segment a disparu; il n'existe donc que six (parfois cinq) sternites apparents.

Ces différences dans la morphologie abdominale des Polyphaga permettent de distinguer, d'une part, les *Haplogastra*, qui réunissent les super-familles des Scarabaeoidea, Hydrophiloidea, Staphylinoidea et Histeroidea, et, d'autre part, les *Cryptogastra* (ce nom ayant un sens systématique et non plus anatomique), qui réunissent tous les autres Polyphaga, que leur abdomen soit cryptogastre ou hologastre.



G. Hodebert

▶ *Trois types de structures abdominales chez les Coléoptères Polyphaga : type hologastre de* **Rhagonychia limbata** *(Cantharidae); type haplogastre de* **Melolontha melolontha** *(Scarabaeidae); type cryptogastre de* **Hylobius abietis** *(Curculionidae); st_2 et st_3, deuxième et troisième sternite abdominl.*



C. Bevilacqua

▼ *Un staphylin très commun sur les rives sableuses des cours d'eau,* **Paederus sp.**

Super-famille des Staphylinoidea

La famille principale est celle des **Staphylinidae.** Les staphylins ont le corps allongé, l'abdomen laissé à découvert par les élytres, qui sont courts et qui cachent seulement le ptérothorax. Les tergites abdominaux, non protégés, sont bien sclérifiés, contrairement à ce que l'on observe chez les autres Coléoptères à élytres développés. En outre, cet abdomen est mobile et peut, lorsque l'Insecte est inquiété, se relever vers le haut en une posture dite d'intimidation. Les larves campodéiformes des staphylins rappellent beaucoup celles des Carabidae mais leurs pattes n'ont que cinq articles. Cette énorme famille dont au moins trente mille espèces ont été décrites, comprend des formes très variées par la taille (de moins de 1 mm à 3 cm) et par des détails de la morphologie, mais surtout par la biologie. Beaucoup d'espèces sont hygrophiles et fréquentent les endroits humides; les *Paederus* rouge et bleu courent avec agilité le long des rivières; les *Stenus* « marchent » sur les eaux; les *Lesteva* vivent dans les Mousses des cascades. Il existe de nombreuses espèces endogées (en particulier dans la sous-famille des *Leptotyphlinae*); les *Cafius* sont halophiles et se rencontrent au bord de la mer parmi les débris végétaux ; les *Gyrophaena* et *Bolitobius* se développent dans les Champignons. Les *Bledius* constituent de petites colonies dans la vase du bord des cours d'eau et des plages marines; on reconnaît facilement certaines espèces à leur prothorax prolongé par une longue corne médiane; la tête porte, parfois, également deux cornes; ils se nourrissent d'Algues unicellulaires telles que les Diatomées. Ils creusent, grâce à leurs tibias élargis, des terriers, où des Carabidae prédateurs, les *Dyschirius,* viennent les pourchasser. Certaines espèces d'*Aleochara* sont des ectoparasites de pupes de Diptères. Les pholéophiles, myrmécophiles et termitophiles sont nombreux parmi les Staphylinidae.

Les **Pselaphidae,** riches d'environ cinq mille espèces, sont tous de petite taille (moins de 3 mm). Les élytres laissent à découvert les tergites abdominaux; les antennes ont toujours une massue bien développée; les palpes sont très grands, parfois presque aussi longs que les antennes, avec le dernier article de forme très complexe. La plupart des Pselaphidae sont muscicoles ou humicoles; ils abondent dans l'humus des grandes forêts tropicales où ils constituent souvent le groupe de Coléoptères dominant (alors que ce rôle est tenu par les Staphylinidae dans les régions tempérées). Beaucoup de Pselaphidae sont cavernicoles. La sous-famille des *Clavigerinae* n'est constituée que de myrmécophiles, pourvus de glandes spéciales, qui se nourrissent de fourmis.

Les **Catopidae** comprennent beaucoup d'espèces pholéophiles, comme les *Choleva* et les *Catops*, vivant dans les terriers de Mammifères et les nids d'Oiseaux. La sous-famille des *Bathyscinae* renferme presque exclusivement des formes cavernicoles.

Les **Leptinidae** ont le corps dépigmenté, aplati, et sont aveugles. Le plus remarquable est *Platypsillus castoris* inféodé au castor en Europe et en Amérique du Nord. L'adaptation est si poussée que ce Coléoptère ressemble à un Mallophage. La larve a des griffes puissantes; l'adulte a des antennes courtes rappelant celles des gyrins, et qui jouent un rôle respiratoire chez cet Insecte qui passe une grande partie de sa vie dans l'eau, sur son hôte. Les mouvements des antennes lui permettent de prélever l'air et de le refouler dans les régions thoraciques couvertes de poils hydrofuges qui entourent les stigmates.

Les **Limulodidae,** myrmécophiles, appartiennent aussi à la super-famille des Staphylinoidea, ainsi que les **Ptiliidae,** qui comptent parmi eux les plus petits Coléoptères (*Nanosella fungi* mesure 0,25 mm), dont les ailes, très réduites, sont frangées de longs cils.

Les membres de la famille des **Silphidae** sont des Insectes de taille plutôt grande (un centimètre et plus), de forme trapue et de couleur terne. Ils renferment environ deux cent cinquante espèces nombreuses dans la région paléarctique. Les antennes moniliformes ont les derniers articles renflés en massue; les élytres portent souvent deux ou trois côtes longitudinales et découvrent le pygidium. Les larves, dites onisciformes, sont aplaties, ovaloïdes avec des tergites munis d'expansions latérales, de couleur noire; les antennes sont longues. Presque tous

les Silphidae sont nécrophages comme les *Necrophorus*. Quelques-uns sont prédateurs et attaquent les chenilles, comme *Xylodrepa quadripunctata*, forme jaune avec quatre taches noires, qui a des mœurs arboricoles. *Agyrtes bicolor* hiverne avec les groupements de larves de *Bibio ;* les *Blitophaga* sont des phytophages qui peuvent être nuisibles aux cultures : *B. opaca* attaque la betterave en Europe. Les *Ablattaria*, qui vivent aux dépens des escargots, ont l'avant-corps étiré comme les *Cychrus*.

Super-famille des Hydrophiloidea

Une seule famille, celle des **Hydrophilidae**, constitue cette super-famille. Les imagos ont les palpes maxillaires allongés, aussi longs ou plus longs que les antennes qu'ils semblent avoir remplacées dans leurs fonctions sensorielles. Les antennes ont acquis un rôle respiratoire. Chez une espèce aquatique, comme *Hydrophilus piceus*, qui est tout noir, mesure environ 4 cm, et est commun dans les eaux calmes, les antennes sont courtes, à massue ovale. Il existe une réserve d'air sous-élytrale ; de chaque côté du thorax et de l'abdomen une ligne longitudinale de pubescence conduit de la réserve d'air jusqu'aux stigmates. Lorsque l'hydrophile remonte pour renouveler sa provision d'air, il aborde la surface de l'eau par la face dorsale ; l'antenne, tenue verticalement, émerge dans l'air et permet le passage de ce gaz jusqu'à la réserve sous-élytrale. Les hydrophiles mangent des plantes aquatiques ; ce sont de mauvais nageurs ; ils pondent leurs œufs dans un cocon qui leur sert de nacelle et qui assure leur respiration grâce à un long prolongement aérien. Les larves sont carnassières et elles pratiquent la digestion extraorale comme celles des dytiques. Les *Cercyon* et les *Sphaeridium* ont un régime alimentaire très différent : ce sont des coprophages fréquents dans les bouses.

Super-famille des Histeroidea

Nous ne citerons que la famille des **Histeridae**, formée d'espèces au corps très sclérifié, fréquemment noir, lisse et brillant, aux élytres munis de rares stries et laissant les deux derniers segments abdominaux à découvert, aux antennes coudées terminées par une massue, à la tête rentrant dans le pronotum, aux pattes à tibias aplatis pouvant se dissimuler dans des sillons de la face ventrale. A l'état larvaire, les Histeridae sont carnivores, à l'état imaginal, ils chassent, dans les cadavres et les bouses, les larves de Diptères ; certains vivent sous les écorces et sont aplatis (genre *Platysoma*).

Super-famille des Scarabaeoidea

Les *Scarabaeoidea* constituent un groupe bien individualisé. On leur a donné le nom de Lamellicornes, à cause de leurs antennes de huit à onze articles comprenant un funicule terminé par une massue de plusieurs articles lamellaires et s'ouvrant souvent comme un éventail. Les tarses ont cinq articles. Presque toutes les espèces sont ailées et volent activement : la tête et le prothorax portent souvent des ornements cuticulaires nombreux et le dimorphisme sexuel est fréquent et très prononcé. Les larves sont caractéristiques : ce sont les vers blancs, ou larves mélolonthoïdes, recourbées en forme de C, aux téguments mous et blancs, et dont les deux derniers segments abdominaux sont très développés. La morphologie des larves varie avec leur régime alimentaire et leur mode de vie. Les espèces radicicoles vivant dans le sol *(Melolontha, Amphimallon)* ont un corps allongé, des pattes bien développées, une pilosité abondante sur les segments thoraciques et abdominaux, des antennes allongées, formées de quatre articles, des mandibules constituées d'une partie incisive importante et d'une partie molaire. Chez les espèces vivant dans le bois mort, comme les *Dorcus*, le corps est moins long, les pattes plus courtes, par suite de la réduction des coxas, la pilosité plus rare, les antennes moins allongées avec seulement trois articles, les mandibules plus massives avec la partie incisive moins importante. Des larves comme celles des *Osmoderma* et des *Cetonia* qui vivent dans le terreau ou le bois très décomposé, montrent des caractères intermédiaires. Le tube digestif des Scarabaeoidea présente des modifications en rapport avec leur régime alimentaire riche en cellulose. L'existence d'une chambre rectale de fermentation est fréquente. Il faut noter également, aussi bien chez les larves que les imagos, la fréquence des appareils stridulatoires et leur diversité morphologique.

Les principales familles de Scarabaeoidea sont les suivantes.

Les **Lucanidae** sont souvent de grande taille ; leurs élytres couvrent entièrement l'abdomen et sont lisses, sans sillons. Les antennes, souvent coudées, ont les articles terminaux dilatés d'un seul côté de l'axe. Le dimorphisme sexuel est la règle. Les mandibules des mâles sont très développées et cette hypertrophie est soumise à des phénomènes d'allométrie majorante, qui peut aussi affecter la tête et le prothorax. Il existe, de ce fait, chez beaucoup d'espèces, plusieurs types morphologiques de mâles en fonction de la taille ; les femelles, au contraire, sont plus petites et uniformes. Les larves habitent le bois décomposé dont elles se nourrissent ; la durée de la vie larvaire peut atteindre quatre ans chez *Lucanus cervus*. La plupart des imagos sont crépusculaires ou nocturnes ; il en existe quelques espèces en France comme le « cerf-volant », ou lucane.

Les **Passalidae** forment une famille riche de huit cents espèces, entièrement exotiques, d'Insectes au corps noir, déprimé, allongé, à antennes non coudées et dont les feuillets de la massue sont développés d'un seul côté. Leurs élytres sont striés longitudinalement. Ils vivent dans le bois mort, en petites colonies où sont mêlés larves et imagos. On a prétendu que les femelles nourrissaient les jeunes larves de bois régurgité et les rassemblaient autour d'elles grâce à des stridulations. Mais cette hypothèse n'a jamais été confirmée par l'observation.



A. Margiocco

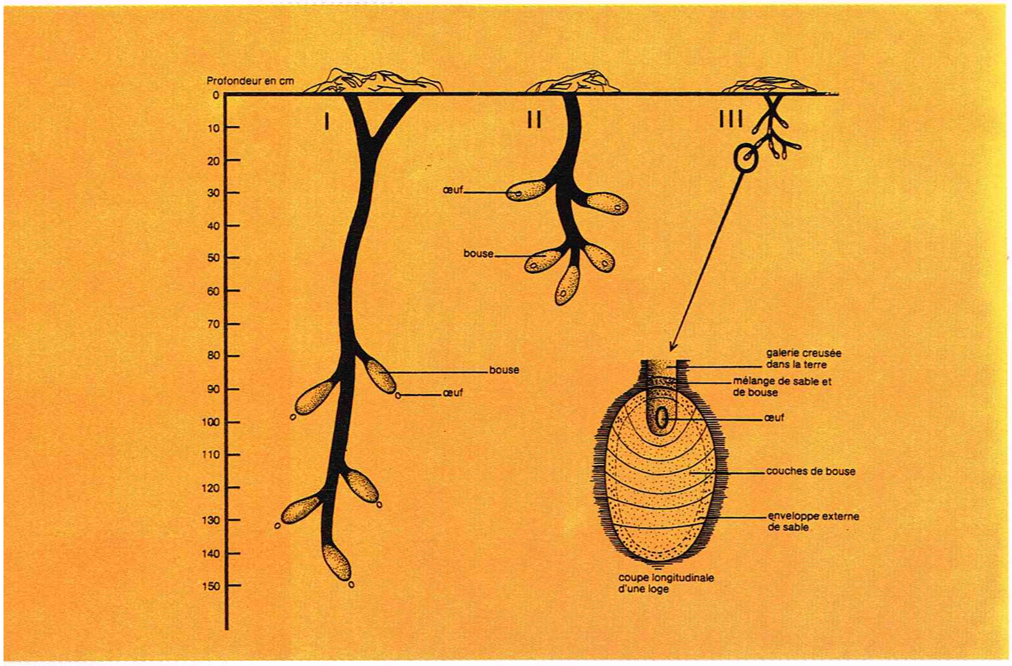


I. Bucciarelli

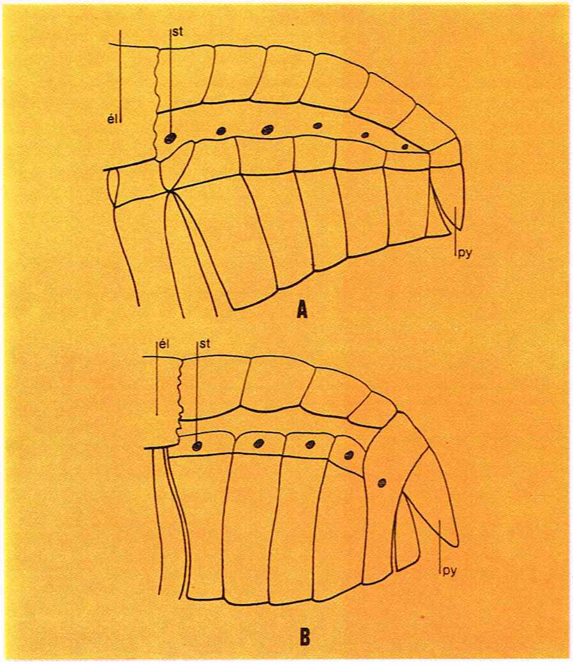


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *A gauche, un couple de cerfs-volants,* **Lucanus cervus** *; le mâle a des mandibules très développées ; en haut, larve onisciforme d'un Silphidae du genre* **Silpha** *; en bas, l'Hydrophilidae,* **Hydrophilus piceus**, *dont on note le grand développement des palpes.*



G. Hodebert



G. Hodebert

▲ *A gauche, terriers de trois Scarabaeidae coprophages :* ***I,*** **Typhoeus typhoeus;** ***II,*** **Geotrupes stercorarius;** ***III,*** **Ontophagus fracticornis;** *à droite, schémas de l'abdomen, vu de profil, et disposition des stigmates (st) : A, chez les Laparosticti; B, chez les Pleurosticti : él, élytre sectionné à la base; py, pygidium.*

▼ *Le mâle et la femelle du minotaure,* **Typhoeus typhoeus;** *noter les cornes prothoraciques très développées.*



A. Margiocco

Les **Trogidae** ne renferment qu'un nombre très réduit d'espèces. Les *Trox* sont des saprophages recherchant les déchets d'origine animale.

Les **Geotrupidae** ont des antennes de onze articles avec une massue de trois articles; leurs tibias antérieurs sont fortement dentés, ce qui correspond à des mœurs fouisseuses. Les larves ont un pygidium très développé, des segments abdominaux avec des replis membraneux saillants et des pattes réduites. Les Geotrupidae sont, pour la plupart, des coprophages, aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état imaginal. Ils volent au crépuscule à la recherche de leur nourriture. Chez *Geotrupes stercorosus*, le nid est un terrier creusé en collaboration par le mâle et la femelle. Il comprend un puits principal situé sous l'amas de bouse; dans ce puits débouchent des galeries en cul-de-sac qui reçoivent chacune un œuf, lequel est recouvert d'excréments tassés en un boudin serré. Le terrier peut atteindre 50 cm de profondeur. L'activité fouisseuse des géotrupes est intense et la quantité de bouse enterrée importante. Quelques Geotrupidae sont mycophages, comme les *Bolboceras*, qui recherchent les Champignons Ascomycètes endogés voisins des truffes. Les *Lethrus* ont gardé un régime phytophage. Le mâle et la femelle accumulent dans un terrier, semblable à celui des géotrupes, des amas de pousses fraîches qui serviront de nourriture aux larves. *Lethrus apterus* peut être nuisible aux cultures dans les zones steppiques d'Europe orientale et de Russie. Le régime phytophage serait primitif chez les Geotrupidae, alors que la coprophagie serait acquise secondairement. D'ailleurs, beaucoup de géotrupes sont attirés par les Champignons pourris.

Les **Scarabaeidae** sont divisés par certains auteurs en plusieurs familles. Pour simplifier nous garderons ici une seule famille. En fonction de la structure abdominale des adultes, on distingue deux groupes : les *Laparosticti* et les *Pleurosticti*. Chez les Laparosticti, les stigmates abdominaux sont situés sur la membrane d'union entre les tergites et les sternites; l'avant-dernier sternite n'est pas complètement sclérifié et les élytres enveloppent toute la face dorsale de l'abdomen. Ce sont des coprophages (il faut noter que les Geotrupidae ont aussi cette structure). Chez les Pleurosticti, phytophages ou saprophages, les stigmates abdominaux sont situés sur la partie sclérifiée épaissie des segments abdominaux; l'avant-dernier sternite est bien sclérifié et les élytres laissent généralement à découvert le dernier sternite, ou pygidium. Les Scarabaeidae comptent plusieurs sous-familles.

Les *Aphodiinae*, représentés surtout par le genre *Aphodius*, riche de plus de mille espèces réparties dans le monde entier, se reconnaissent à leur forme plus ou moins oblongue, à leurs antennes de neuf articles à massue de trois, à leur clypéus développé recouvrant le labre et les mandibules, à leurs élytres cachant entièrement le pygidium et à leur scutellum bien visible. Ces Insectes très communs, dont la taille ne dépasse pas 1 cm, sont, le plus souvent, de couleur sombre. Certains sont éclectiques dans le choix de leur nourriture; d'autres sont spécialisés : ainsi *Aphodius cervorum* recherche les laissées de cerf dans la région parisienne; quelques espèces vivent aux dépens des Végétaux décomposés; la femelle des *Aphodius* pond ses œufs dans un amas de bouse et ne soigne pas ses jeunes.

Les *Scarabaeinae* ont le scutellum souvent invisible et le pygidium toujours découvert. Ils sont de forme plus massive que les Aphodiinae et de taille plus avantageuse : *Heliocopris bucephalus* atteint 55 mm. Ce sont les bousiers dont le comportement est le plus évolué, chez lesquels les soins aux jeunes sont fréquents. Plusieurs genres comme *Scarabaeus*, *Sisyphus*, roulent des pilules de bouse, loin du tas, alors que les *Copris* et les *Ontophagus* enterrent leur nourriture sur place. Les recherches sur la biologie des bousiers, commencées au XIXe siècle par J.H. Fabre, sont très nombreuses. Au point de vue anatomique, le tube digestif est très allongé, surtout le mésentéron, ce qui est en rapport avec la faible valeur nutritive des aliments ingérés. Mais la caractéristique la plus remarquable de ces Insectes est la simplification progressive de l'appareil reproducteur femelle. Chez *Aphodius fossor*, chaque ovaire comprend cinq à sept ovarioles, la fécondité est assez grande et les œufs sont déposés au hasard. Chez les géotrupes, chaque ovaire est réduit à un seul ovariole, la fécondité est plus faible et la ponte est précédée par l'enfouissement d'une grande masse d'excréments, ce qui nécessite un travail important. Chez des Scarabaeinae comme *Scarabaeus* et *Ontophagus*, l'ovaire droit est complètement atrophié; seul subsiste l'ovaire gauche, qui est réduit à un seul ovariole.

Les *Pachypodinae* comprennent avec le genre *Pachypus* deux espèces localisées à la Corse et à la Sardaigne. Elles sont remarquables par leur dimorphisme sexuel : la femelle n'a ni ailes ni élytres et vit dans un terrier; le mâle vole à sa recherche, sans doute guidé par l'odorat.

Les *Melolonthinae*, ou hannetons, sont des mangeurs de Végétaux comprenant de nombreuses espèces nuisibles. Leur taille varie de 10 à 40 mm; la massue de leurs antennes est glabre et formée de trois à sept articles mobiles en forme de feuillets. Les larves vivent dans le sol aux dépens des racines ou de débris végétaux. Le hanneton commun *Melolontha melolontha* a fait l'objet de recherches nombreuses. Sa vie larvaire dure trois ans; la larve s'enfonce dans le sol en hiver, et remonte en surface au printemps pour se nourrir; elle se trouve surtout dans les sols lourds, en lisière de forêt, et évite le sable. Les adultes apparaissent tous les trois ans au printemps; ils volent le soir et, en sortant de terre, s'orien-



A. Margiocco

La sous-famille des *Dynastinae* (de même que celle des *Cetoniinae*) possède des espèces qui sont parmi les plus grandes connues chez les Coléoptères et dont le dimorphisme sexuel est très prononcé. Le mâle de *Dynastes hercules* atteint 12 cm de long; sa tête ainsi que son prothorax sont munis chacun d'une longue corne médiane, alors que la femelle est plus petite et dépourvue de ces ornements. Aux Antilles, où ils vivent, les *Dynastes* sont connus sous le nom de « scieurs de long », car ils auraient l'habitude de serrer les jeunes rameaux dans la pince formée par les deux cornes de la tête et du prothorax, et de tourner vivement en volant afin de couper des branches. Les larves des Dynastinae sont des vers blancs volumineux : celle d'*Oryctes nasicornis* atteint 10 cm de long et pèse dix grammes. Elles vivent dans les matières végétales décomposées, dans le bois mort, mais elles peuvent s'attaquer aussi à des Végétaux vivants. Beaucoup d'espèces d'*Oryctes* ravagent les cultures de cocotiers et autres palmiers tropicaux et sont de véritables fléaux. En France, on trouve *Oryctes rhinoceros*, qui n'est pas nuisible; *Callicnemis latreillei* est inféodé aux plages sableuses au sud de la Loire; *Pentodon punctatus* peut causer des dégâts à la vigne dans le Midi.

Les **Cetoniinae**, ou cétoines, ont des élytres échancrés latéralement en arrière de l'angle huméral, et des mandibules cachées dorsalement. Les larves se distinguent des autres vers blancs par leur tête relativement petite, leurs pattes courtes et leur aptitude à ramper sur le sol en s'aidant de leur pubescence dorsale. Elles vivent dans le terreau, le bois mort, parfois dans les fourmilières. Les imagos sont floricoles et recherchent les parties sucrées des fleurs et des fruits ou les exsudations de sève; ils volent en plein soleil. Il existe plusieurs espèces de *Cetonia* en France; elles ont une magnifique couleur vert métallique ou noire. Les goliaths africains atteignent jusqu'à 8 cm.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



A. Allegri

▲ ***En haut, larve de hanneton; en bas, imago mâle du hanneton*** **Melolontha melolontha** ***dont on note le grand développement des lamelles de la massue antennaire.***

◄▲ ***Un couple de scarabées sacrés,*** **Scarabaeus sacer,** ***confectionnant, dans le terrier, la pilule de bouse qui recevra l'œuf.***

tent vers certaines parties localisées des lisières forestières où ils vont se nourrir. Chaque Insecte se dirige vers la silhouette qui lui paraît la plus haute, c'est-à-dire celle qu'il voit sous le plus grand angle, à condition que cette silhouette soit assez massive et située en deçà de la portée visuelle maximale du hanneton, qui est de 3 km. Parvenus dans les arbres, les hannetons se nourrissent puis retournent pour pondre dans la région de leur lieu d'éclosion. Ces faits expliquent l'irrégularité de la répartition des hannetons et la distribution en taches des vers blancs. Les larves âgées empêchent les larves jeunes de se développer en les attaquant à coups de mandibules. On comprend ainsi pourquoi, dans une région donnée, tous les vers blancs ont le même âge et pourquoi il y a des années à hannetons, alors que les taupins du genre *Agriotes* qui ont aussi un cycle larvaire de trois ans, apparaissent tous les ans à l'état imaginal. Parmi les autres Melolonthinae communs, citons les *Rhizotrogus* parmi lesquels on compte *R. solstitialis*, le hanneton de la Saint-Jean, les *Anoxia* qui vivent dans les sols sablonneux et le grand hanneton du pin *Polyphylla fullo*, dont le mâle a les feuillets de la massue antennaire très développés.

Les *Rutelinae* se reconnaissent aux griffes de leurs tarses inégales, surtout aux pattes postérieures. Ce sont des Insectes diurnes, actifs en plein soleil. Le hanneton japonais *Popillia japonica*, originaire d'Extrême-Orient et introduit aux États-Unis, y fait de grands dégâts. *Phyllopertha horticola*, au thorax vert métallique et aux élytres bronzés, est commun en France. Les *Hopliinae* sont représentés par *Hoplia coerulea*, dont la femelle est recouverte de squamules d'un bleu intense qui se détachent facilement.

Super-famille des Dryopoidea

La super-famille des *Dryopoidea* comprend des familles aquatiques qui transportent avec elles un plastron d'air retenu par des poils hydrofuges, comme les **Elmidae** et les **Dryopidae**. Les **Psephenidae** des eaux courantes d'Amérique ont des larves de forme remarquable, aplaties et ovoïdes, qui s'accrochent avec ténacité au fond pour ne pas être emportées par le courant. Les **Heteroceridae** vivent avec leurs larves dans des galeries qu'ils creusent dans la vase.

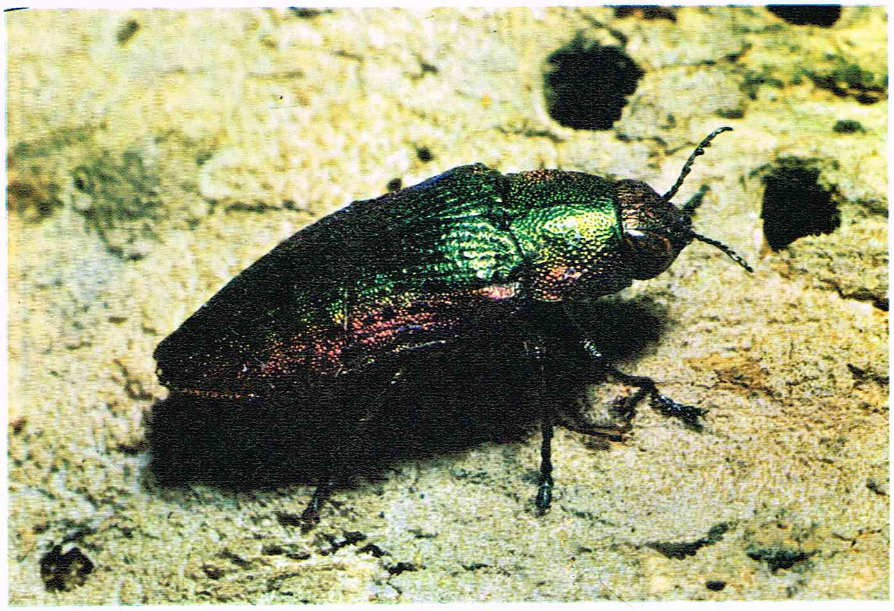
Super-famille des Buprestoidea

Cette super-famille a été créée pour la seule famille des **Buprestidae**, jadis rapprochée des Elateridae. Les Buprestidae sont les Coléoptères les plus brillamment colorés. Ils comptent seize mille espèces, très héliophiles et surtout communes dans les régions chaudes. Leur corps est généralement allongé, à téguments durs; l'apophyse prosternale est reçue dans une dépression du mésosternum et le prothorax est fixé d'une manière rigide au mésothorax. Les deux premiers sternites abdominaux sont plus ou moins fusionnés. Les larves dites « larves-marteau » sont le plus souvent xylophages; elles creusent des galeries, de forme caractéristique, sous l'aubier et le cambium ou bien dans la profondeur du bois; leur prothorax est très développé et leur tête y est partiellement



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◄ ***Le hanneton des pins,*** **Polyphylla fullo;** ***le mâle, représenté ici, porte de très grandes antennes.***



C. Bevilacqua

▲ *Le Buprestidae* Lampra rutilans *se rencontre sur les troncs des tilleuls dans une grande partie de la France.*

▼ *L'Elateridae* Corymbites virens *est commun dans les parties montagneuses des Alpes. Il vole en plein soleil. Noter le grand développement des antennes de ce mâle.*



C. Bevilacqua

enchâssée. Les pattes sont absentes, les téguments sont mous et blanchâtres. Suivant les espèces, la vie larvaire peut être de courte durée ou se prolonger plusieurs années. Il existe un peu plus d'une centaine d'espèces de Buprestidae en France, dont les plus répandus sont les *Agrilus* et les *Anthaxia*.

Super-famille des Elateroidea

Les **Elateridae**, ou taupins, de forme le plus souvent allongée, constituent la famille la plus importante de cette super-famille. Chez les taupins, l'apophyse prosternale, bien développée, est mobile par rapport au mésothorax et, lorsque l'Insecte est placé sur le dos, la détente brusque du prothorax lui permet de faire des sauts d'une dizaine de centimètres de hauteur. Les antennes de onze articles, filiformes, dentées ou flabellées, sont souvent logées dans des sillons du prosternum ; ce dernier possède un lobe saillant, ou mentonnière, qui recouvre plus ou moins la base des pièces buccales. Les Elateridae forment une famille homogène en ce qui concerne la morphologie externe, et leur subdivision en sous-familles, tribus et genres est difficile et non encore établie d'une façon satisfaisante.

L'appareil reproducteur femelle, dans sa partie ectodermique, montre par contre une diversité remarquable en ce qui concerne le nombre et la forme des glandes accessoires ainsi que la forme des pièces sclérifiées qui s'y trouvent. Cette diversité taxonomique n'a guère encore été utilisée pour une classification rationnelle de la famille.

Les larves des Elateridae sont les larves « fil de fer ». Elles ont le corps allongé, rigide, jaune ou noir, de section ronde ou aplatie suivant les cas ; les pattes sont courtes, le labre soudé au front ; le dernier segment abdominal est pourvu d'urogomphes de forme caractéristique. Au point de vue biologique, il existe deux groupes. Le premier est représenté par les espèces dont les larves vivent dans le sol aux dépens des Végétaux. Ce sont les *Agriotes*, certains *Selatosomus*, *Athous* et *Lacon*. Chez les *Agriotes*, la vie larvaire peut durer trois années. Les larves s'orientent à distance vers les plantes nourricières en se laissant guider par le gaz carbonique, les acides aminés ou divers sucres sécrétés par les racines. Chez l'espèce américaine *Ctenicera aeripennis*, en raison de la structure de sa bouche et de ses pièces buccales, la larve ne peut ingérer que des liquides ou des particules de moins de 3 μ de diamètre. Elle semble se nourrir en mâchant les Végétaux, puis en pratiquant une digestion extra-orale. Les imagos d'*Agriotes* sont nocturnes et phytophages. Le deuxième groupe renferme les espèces dont les larves vivent dans le bois mort (le genre *Ampedus*, de nombreux *Athous*, *Adelocera*, *Melanotus* et *Ludius*). Elles sont, en général, prédatrices d'autres Arthropodes, au moins à un stade de leur vie ; elles peuvent aussi ingérer des fragments de mycélium ou de bois pourri. Les imagos de ce groupe restent souvent cachés dans les anfractuosités des écorces ou dans les cavités d'arbres, d'où ils ne sortent que rarement, sauf la nuit. En Amérique tropicale, les *Pyrophorus* possèdent des organes lumineux sur le prothorax et l'abdomen ; ils émettent une lumière froide et intense résultant d'un processus d'oxydation semblable à celui qui existe chez les vers luisants.

Super-famille des Cantharoidea

Les **Cantharidae**, fréquemment floricoles, sont carnassiers aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état imaginal. Leurs téguments sont mous (d'où leur ancien nom de Malacodermes), leurs antennes longues, leur tête bien dégagée du prothorax. Les larves ont les mandibules creusées d'un canal salivaire qui permet d'injecter des sucs digestifs dans les proies et de pratiquer la digestion extra-orale. Les *Cantharis* et les *Rhagonychia* sont communs en France. Chez les *Malthodes*, le dernier segment abdominal du mâle présente des appendices de formes très diverses.

Les **Lampyridae** sont remarquables par leur dimorphisme sexuel. Chez le ver luisant *Lampyris noctiluca*, la femelle a un aspect vermiforme qui la fait ressembler à une larve. Tous les Lampyridae sont des carnassiers chassant surtout les Gastéropodes. De nombreuses espèces sont lumineuses, l'appareil émetteur se trouvant situé sur l'abdomen. La lumière émise provient de l'oxydation de la luciférine sous l'action d'une enzyme, la luciférase.

Cette dernière comprend uniquement des radiations visibles, situées entre le vert et le rouge. Chaque espèce est caractérisée par une lumière d'une certaine longueur d'onde et par des éclats lumineux de durée déterminée. Ces signaux servent de moyen de reconnaissance et permettent le rapprochement des sexes, les mâles ne réagissant qu'aux signaux émanant des femelles de leur propre espèce.

Super-famille des Dermestoidea

Les **Dermestidae** sont une petite famille de Coléoptères de taille modeste (moins de 1 cm) qui attaquent les produits d'origine animale (comme la fourrure, la laine, la viande séchée, les collections d'Insectes, les cadavres) et qui peuvent causer de grands dégâts. Les plus communs sont les *Dermestes* et les *Anthrenus*.

Super-famille des Bostrychoidea

On classe ici les **Anobiidae**, les **Bostrychidae** et les **Lyctidae**, dont les larves sont xylophages. Les *Anobium*, ou vrillettes, ont des larves qui peuvent cribler les vieux meubles d'innombrables galeries et les réduire en poussière. Ils peuvent se développer dans des bois très secs.

Super-famille des Cleroidea

Les **Cleridae** ont des tarses de cinq articles, des antennes renflées en massue; leur corps pubescent est en général brillamment coloré en rouge, en bleu ou en vert métallique. Ce sont des carnassiers dont la plupart des trois mille espèces sont tropicales. Beaucoup d'imagos sont floricoles comme les *Trichodes*; d'autres vivent sous les écorces en compagnie de leurs larves, comme les *Opilo*, les *Tillus*, ou comme *Necrobia ruficollis*, dans les cadavres. Les larves de *Trichodes apiarius* (le clairon des abeilles) vivent aux dépens d'Hyménoptères comme les abeilles, les osmies, les mégachiles.



G.S. Giacomelli



G.S. Giacomelli

▲ ***A gauche, la femelle d'aspect vermiforme; à droite, le mâle du ver luisant,*** **Lampyris noctiluca.**

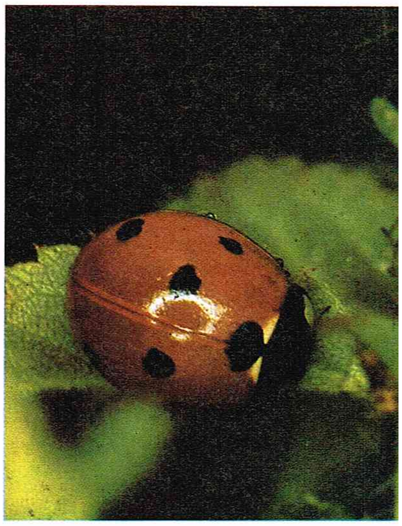
Super-famille des Cucujoidea

La vaste super-famille des *Cucujoidea* représente à la fois le groupe le plus riche en familles, et celui dont la classification est la plus confuse. On peut la scinder en deux subdivisions plus ou moins naturelles : les Homéomères, dont tous les tarses ont en général le même nombre d'articles, et les Hétéromères, dont la formule tarsale est 5-5-4.

Les *Homéomères* constituent un ensemble qui recouvre à peu près les anciens Clavicornes. On y place près d'une trentaine de familles, aux limites mal définies, formées d'espèces de petite taille. Nous ne citerons que les *Nitidulidae* et les *Coccinellidae* en raison de leur importance économique.

Les **Nitidulidae** sont surtout représentés en Europe par le genre *Meligethes*, riche de plusieurs centaines d'espèces à répartition mondiale. Ce sont des Insectes ne dépassant pas 2 mm, de forme ovale et généralement noirs, verts ou bleus, avec des antennes terminées en massue et les élytres dégageant le pygidium. Plusieurs espèces, comme *Meligethes aeneus*, sont nuisibles aux Crucifères et en particulier au colza. Les imagos mangent le pollen et le nectar, et pondent leurs œufs dans les fleurs.

Les **Coccinellidae**, dont la taille atteint rarement 1 cm, ont le plus souvent une forme hémisphérique, des antennes en massue, des pattes courtes et des couleurs vives : rouge, orangé, jaune, avec des taches noires. Ces couleurs très voyantes semblent avoir pour fonction d'avertir les éventuels prédateurs qu'il s'agit d'espèces non comestibles. En effet, la plupart des Coccinellidae sécrètent des alcaloïdes qui les rendent immangeables. Beaucoup de coccinelles sont prédatrices de pucerons, de cochenilles, d'Acariens ou de petits Arthropodes, chaque espèce ayant un régime plus ou moins spécialisé. Les coccinelles jouent un rôle considérable dans la limitation des populations de certains Insectes nuisibles. *Novius cardinalis* est employé dans la lutte biologique contre la cochenille de l'oranger, *Icerya purchasi*; les *Scymnus* dévorent les Acariens Tetranychidae; *Coccinella septempunctata* (la coccinelle commune à sept points) attaque les pucerons mais peut changer de régime en cas de disette. Les *Halyzia* et les *Thea* mangent les moisissures. Les coccinelles hivernent, à l'état adulte, dans certains lieux de rassemblement privilégiés qui sont toujours, année après année, les mêmes. Quelques rares espèces, phytophages, peuvent être nuisibles. Ce sont surtout des représentants de la sous-famille des *Epilachninae*, reconnaissables à leurs téguments pubescents. Dans la région méditerranéenne *Epilachna chrysomelina* est nuisible aux melons et aux pastèques.



I. Bucciarelli

▲ ***Une coccinelle,*** **Coccinella septempunctata.**

Les *Hétéromères* ont généralement des tarses de cinq articles aux pattes antérieures et intermédiaires, et de quatre articles aux pattes postérieures. On groupe dans cet ensemble une trentaine de familles fort diverses en ce qui concerne la morphologie et la biologie.



C. Bevilacqua

◀ ***Le Cleridae*** **Trichodes alvearius.**

Les **Tenebrionidae** constituent une immense famille de près de vingt mille espèces décrites. Ce sont des Coléoptères très variés quant à la forme et à la taille (de 2 mm chez les petits *Oochrotus* qui vivent avec les fourmis, à 80 mm chez certains *Molurini*). On y trouve presque tous les types morphologiques et certains Tenebrionidae ressemblent étrangement à des Carabidae, à des Chrysomelidae ou à des Coléoptères d'autres familles. Les téguments sont souvent noirs (ce sont les mélasomes des anciens entomologistes), rarement de teinte métallique, parfois dépigmentés chez quelques espèces désertiques ou endogées; il existe aussi des espèces rouges, vertes ou bleues et d'autres, qui vivent dans les déserts, recouvertes d'un enduit blanc. Les antennes, de onze articles, sont presque toujours filiformes ou légèrement renflées. Beaucoup de Ténébrionides sont aptères. Tous, ou presque tous, possèdent des glandes anales qui sécrètent des quinones jouant un rôle défensif vis-à-vis des prédateurs. Les larves sont aussi variées que les imagos; elles rappellent souvent celles des Elateridae par leur raideur. Les nymphes sont caractérisées par des expansions latérales des segments abdominaux.

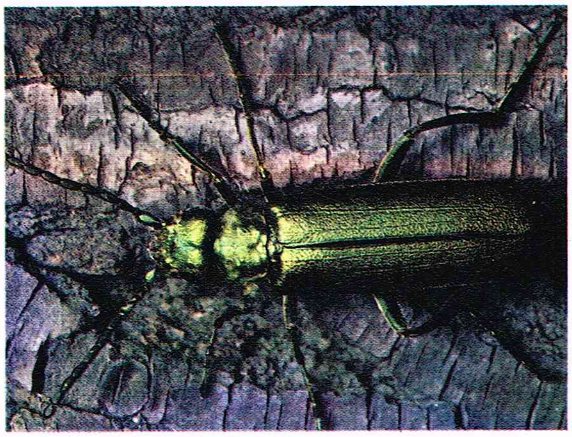
Au point de vue biologique, il est possible de distinguer quatre grands groupes parmi les espèces encore peu nombreuses dont on connaît bien la biologie. Les plus nombreuses sont répandues dans les régions arides et vivent dans les déserts; elles appartiennent aux sous-familles des *Tentyriinae*, des *Asidiinae* et en partie aux *Tenebrioninae*. Leur biologie a été étudiée dans la partie consacrée à la faune des déserts. A ce groupe appartiennent les *Tentyria*, les *Erodius*, les *Pimelia*, les *Asida*, *Opatrum*, les *Blaps*, etc. Ce sont des phytophages ou des mangeurs de débris végétaux sans spécialisation alimentaire bien marquée. Cependant *Foleya brevicornis* du Sahara mange uniquement les épis de la Graminée *Aristida pungens*. Dans les régions steppiques cultivées, certaines de ces espèces peuvent devenir nuisibles. Dans le sud de la Russie les *Opatrum* attaquent des plantes comme le tabac. Plusieurs espèces des régions arides manifestent des tendances à la pholéophilie : les *Blaps* sont fréquents dans les terriers de Mammifères, où ils mangent les débris d'origine animale. Les Tenebrionidae des régions plus humides sont surtout des Tenebrioninae. A cette catégorie appartiennent des espèces forestières qui vivent en saproxylophages dans le bois pourri, comme divers *Helops* et *Melasia culinaris;* quelques-unes sont inféodées aux Champignons lignicoles : *Boletophagus reticulatus* se développe dans l'amadouvier et *Diaperis boleti* dans divers polypores. Certaines espèces sont devenues prédatrices, comme les *Hypophloeus* qui vivent sous les écorces et chassent les larves de scolytes. Le sol a été colonisé par de rares Tenebrionidae aveugles, dépigmentés et de petite taille. Les *Caecochares* de Madagascar et divers genres d'Amérique du Sud appartiennent à cette catégorie. En Afrique orientale, *Typhlophloeus chappuisi* vit dans les terriers de rats-taupes. Des Tenebrionidae halophiles se sont installés dans les terrains salés du bord de la mer et de l'intérieur des terres. Sur les plages de la Méditerranée, les *Phaleria* et les *Halammobia* abondent dans le sable, sous les cadavres ou les débris végétaux.

Enfin, il existe plusieurs espèces nuisibles aux denrées emmagasinées, dans lesquelles elles peuvent pulluler. Leur régime alimentaire correspond à une modification secondaire du régime primitif : elles mangent de la farine, du blé, des céréales et des graines diverses. Plusieurs *Tribolium*, *Palorus* et *Tenebrio molitor* sont dans ce cas. En raison de leur facilité d'élevage, ce sont devenus des Animaux de laboratoire grâce auxquels nos connaissances ont largement progressé dans plusieurs domaines de la biologie. Ainsi, les élevages de *Tribolium* ont permis d'obtenir des données sur les mécanismes de la compétition intraspécifique et sur la dynamique des populations.



C. Bevilacqua

▲ *Un Tenebrionidae,* **Akis italica.**



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *La cantharide* **Lytta vesicatoria** *appartient à la famille des Meloidae.*

Les **Meloidae** sont remarquables par leurs hypermétamorphoses dont *Meloe* nous offre un exemple. Ce genre renferme des espèces de grande taille (jusqu'à 4 cm), de couleur souvent bleue ou noire, avec des élytres laissant à découvert une bonne partie de l'abdomen; les ailes sont absentes. Les *Meloe* pratiquent fréquemment l'autohémorrhée et rejettent, par la bouche et les articulations des pattes, du sang coloré en rouge et riche en cantharidine toxique pour les Vertébrés. Les larves primaires issues de l'œuf s'installent sur les fleurs et s'accrochent aux Hyménoptères qui viennent y butiner. Ces larves sont appelées triongulins à cause des trois griffes qui terminent leurs pattes (une médiane assez large et deux latérales plus minces); elles ne mesurent que de 0,5 à 2 mm. Lorsque la larve-triongulin arrive dans le nid d'un hôte approprié (*Anthophora, Osmia, Andrena,* etc.), elle se nourrit du miel et de la larve situés dans la cellule où elle s'est installée. Ensuite, elle subit une première mue et devient une larve caraboïde, puis deux autres mues successives qui donnent des larves mélolonthoïdes; la seconde larve mélolonthoïde se déplace vers d'autres cellules, où elle dévore les larves de l'Hyménoptère-hôte qui s'y trouvent. Au bout de quelques jours, une autre mue fournit une larve contractée, aux pattes atrophiées, qui ne bouge plus et ne mange plus. Cette larve atrophiée passe par un stade de prénymphe, stade le plus souvent inutile puisque la prénymphe ne se dégage même pas de l'exuvie de la larve contractée. Le stade nymphal qui suit est normal et l'imago apparaît en général à l'automne. Le cycle complet dure de six à huit mois. *Lytta vesicatoria*, d'une belle couleur verte, vit sur les frênes dans le sud de la France. Il sert à faire la poudre de cantharide utilisée jadis en pharmacie. D'autres *Meloidae* vivent aux dépens d'Acridiens. C'est le cas des *Zonabris* aux vives couleurs, jaune et noir, ou rouge et noir.

Super-famille des Chrysomeloidea

Dans cet ensemble qui comprend uniquement des espèces phytophages ou xylophages, le caractère essentiel réside dans la structure des tarses qui sont cryptopentamères, c'est-à-dire formés de cinq articles, mais avec le quatrième très petit et caché entre les lobes du troisième; les trois premiers articles sont souvent pourvus, en dessous, de lamelles adhésives. Les larves n'ont pas d'urogomphes. Cette super-famille est homogène et reconnue depuis longtemps. On y trouve tous les intermédiaires entre les Chrysomélides typiques, courts et presque hémisphériques, aux antennes courtes, et les Cérambycides, au corps allongé et aux antennes très grandes.

Les **Cerambycidae,** ou Longicornes, ont des antennes dont la longueur atteint au moins la moitié de celle du corps mais qui, dans certains cas, peuvent être bien plus longues. Elles possèdent normalement onze articles. Le corps est allongé, la taille souvent très grande : *Titanus giganteus* et *Macrodontia cervicornis* d'Amérique du Sud atteignent 16 cm de long à l'état adulte et leurs larves dépassent 20 cm. Les mandibules des Cerambycidae sont robustes. Les ailes sont bien développées ou absentes suivant les cas. Les imagos de beaucoup de genres de nos régions, comme les *Leptura*, sont des floricoles qui fréquentent les Composées et les Ombellifères et sont actifs en plein soleil ; beaucoup de Prioninae volent au crépuscule et sont attirés par les lumières ; quelques espèces ayant perdu leurs ailes marchent au sol et se cachent sous les troncs et les écorces.

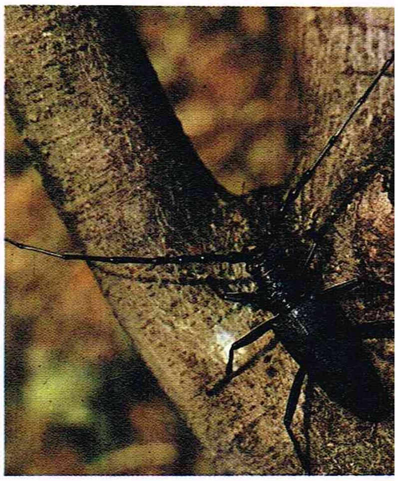
Alors que la durée de vie imaginale est courte (souvent moins d'un mois), la vie larvaire peut durer plusieurs années. Presque toutes les larves de Cerambycidae sont xylophages et faciles à reconnaître : le corps est charnu et turgescent ; la tête est encastrée dans le prothorax ; les pattes, réduites ou absentes, sont remplacées par des ampoules ambulatoires abdominales qui fournissent des points d'appui pendant la progression dans les galeries ; le tube digestif est long et l'équipement enzymatique complet, une cellulase permettant de digérer la cellulose, parfois à l'aide de symbiontes.

La plupart des espèces sont polyphages ; cependant, la faune des feuillus est différente de celle des résineux ; beaucoup d'espèces ne se développent que dans le bois déjà décomposé. Les Cerambycidae qui s'attaquent aux arbres vivants sont rares : on les qualifie de ravageurs primaires. C'est le cas des *Saperda* des peupliers et d'une espèce d'origine australienne, *Phoracantha semipunctata*, introduite accidentellement dans le bassin méditerranéen, où elle fait de grands ravages parmi les plantations d'eucalyptus. Il existe quelques Cerambycidae aberrants. Les *Dorcadion*, qui n'ont plus d'ailes, vivent à terre ; leurs larves sont terricoles et parcourent le sol à la recherche des racines de Graminées dont elles se nourrissent. Les *Vesperus* sont crépusculaires ou nocturnes. Leurs femelles ont des élytres atrophiés et leurs larves sont très différentes de celles des autres Cerambycidae ; celles-ci ont, en effet, des pattes bien développées et une longue pubescence, et elles cheminent dans le sol. *Vesperus xatarti*, connu dans la région de Banyuls sous le nom de « mange-maillols », attaque les racines de la vigne.

Les **Bruchidae** ont une forme globuleuse, une taille inférieure à 5 mm, des élytres dégageant le pygidium, le premier article des tarses postérieurs très long, et des antennes souvent renflées en massue. Leurs larves rappellent celles des charançons. Les Bruchidae sont des mangeurs de graines (ou cléthrophages) à l'intérieur desquelles leurs larves se développent. Ils font souvent des ravages importants dans les denrées emmagasinées. Ainsi, les espèces des genres *Bruchus* et *Acanthoscelides* attaquent les Légumineuses : les pois, les haricots, les lentilles.



C. Bevilacqua



C. Bevilacqua

▲ *A gauche, le Cerambycidae* Macrodontia cervicornis *est remarquable par sa grande taille et ses mandibules hypertrophiées ; à droite,* Cerambyx cerdo *se développe dans le chêne.*



M. Boulard

◀ *La femelle du Cerambycidae africain,* Analeptes trifasciata, *en train de pondre dans une branche de* Lannea.



C. Bevilacqua



A. Margiocco

▲ *En haut,* Crioceris asparagi *vit aux dépens des Liliacées; en bas,* Lilioceris merdigera *doit son nom à sa larve qui se camoufle sous ses excréments.*

▲▶ *Le Curculionidae africain* Rhynchophorus phoenicis *dans un tronc de palmier.*

Les **Chrysomelidae**, famille très riche en espèces (elle en comprend au moins vingt-six mille), ont souvent une taille relativement réduite, des couleurs métalliques où domine le vert, une forme ramassée (ce qui les différencie des Cerambycidae) et des téguments glabres. Tous sont phytophages. Les Chrysomelidae sont subdivisés en seize sous-familles. Les *Donaciinae* comprennent les *Donacia* dont le corps est allongé, ce qui est inhabituel dans la famille; ils vivent sur les plantes aquatiques. Les *Haemonia* en sont voisins mais ils sont constamment submergés, de même que leurs larves. Les *Criocerinae,* de forme étroite et allongée, ont souvent une coloration métallique, avec des taches sur les élytres. Les *Crioceris* attaquent les Liliacées; *C. asparagi* a le prothorax rouge, les élytres rouge et bleu. *Lilioceris merdigera,* entièrement rouge, vit sur le lis et l'oignon; sa larve a la curieuse habitude de se recouvrir avec ses excréments, d'où le nom de l'espèce. Les *Clytrinae* renferment le genre *Clytra*; les larves de *C. quadrimaculata* logent leur abdomen dans une coque constamment agrandie et elles vivent avec les fourmis rousses. La sous-famille des *Chrysomelinae,* est riche en espèces, citons les *Chrysolina, Chrysomela populi* et surtout le doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata,* importé accidentellement en France en 1938 et maintenant répandu dans presque toute l'Europe. Les *Cassida* de la sous-famille *Cassidinae* ont le corps aplati et ovale et peuvent dissimuler leurs pattes et leurs antennes sous les bords du prothorax et des élytres. Les *Hispinae* ont le corps couvert d'épines. En France, *Hispa testacea* vit sur les cistes dans la région méditerranéenne et *Hispella atrata* se rencontre sur les Graminées dans tout le pays. Les espèces de la sous-famille des *Halticinae,* ou altises, ont la faculté de sauter grâce au développement de leurs pattes postérieures. Enfin, signalons que beaucoup d'espèces causent des dégâts aux cultures : *Psylliodes chrysocephala* et divers *Phyllotreta* attaquent les Crucifères; *Haltica lythri ssp, ampelophaga* s'est adapté à la vigne.



M. Boulard

Super-famille des Curculionoidea

Encore appelées Rhynchophores, les espèces de cette super-famille sont caractérisées par la réunion des sutures gulaires; leur tête est fréquemment prolongée en rostre; les palpes maxillaires ont trois articles, la galéa et la lacinia sont fusionnées en un seul lobe. Les tarses sont cryptométamères ou trimères; les antennes sont souvent terminées en massue. Les larves, dites éruciformes, sont dépourvues de pattes, presque cylindriques, souvent recourbées, avec des téguments blancs et mous.

Les *Curculionoidea* constituent la super-famille de Coléoptères la plus riche en espèces. Elle comprend les formes les plus évoluées au point de vue morphologique et renferme un nombre de familles qui varie de cinq à sept, suivant les conceptions des auteurs.

Les **Curculionidae,** ou charançons, comptent soixante mille espèces présentes partout où il existe de la végétation. Les petits *Apion* de nos régions ne dépassent pas 1 mm, alors que les *Rhychophorus* africains mesurent jusqu'à 70 mm. La tête des Curculionidae est prolongée par un rostre qui, chez les *Balaninus,* dépasse la longueur du corps. Les pièces buccales sont situées à l'extrémité de ce rostre; les palpes maxillaires de trois articles sont plus ou moins rigides et immobiles; les antennes sont coudées, avec le premier article (ou scape) allongé et un funicule souvent terminé en massue. La forme du corps est variable; le tégument est fréquemment recouvert de squamules colorées. Les larves sont fort homogènes. La plupart vivent à l'intérieur des Végétaux; celles des espèces mineuses comme les *Orchestes* ont une forme aplatie. Exceptionnellement, les larves des *Hypera* peuvent s'installer à l'extérieur du Végétal nourricier. Chez la femelle, le rostre sert souvent d'instrument de forage pour creuser une loge où sera ensuite déposé l'œuf. Les charançons attaquent toutes les parties des Végétaux sans exception : les racines, les tiges, les feuilles, les fleurs, les graines et les fruits. Les *Cossininae* vivent dans le bois; les *Bagous* sont aquatiques et nagent à l'aide de leurs pattes. Les *Sitophilus* vivent dans les stocks de céréales.

Les Curculionidae renferment de nombreuses sous-familles. Les *Otiorrhynchinae* sont caractérisés par leur rostre court, droit et épais, leurs antennes longues et logées au repos dans des sillons, ou *scrobes,* bien développés. Leur forme est courte, ovoïde. Beaucoup d'espèces sont aptères, à élytres soudés et à coloration généralement sombre ou noire. Le genre *Otiorrhynchus,* riche de huit cents espèces à activité nocturne, est répandu dans la région paléarctique, surtout dans les montagnes. La parthénogenèse y est fréquente et les mâles de beaucoup d'espèces sont fort rares. Les *Phyllobius* vivent sur les feuilles de divers arbres ou de plantes herbacées. Leur tégument est recouvert de squamules aux couleurs vives : vert, bleu, doré. Ils sont plus allongés que les *Otiorrhynchus. Phyllobius urticae,* qui vit sur l'ortie, et a une belle couleur verte, est l'un des charançons les plus communs.

Les *Brachyderinae* se séparent des *Otiorrhynchinae* par leurs scrobes plus étroits et allongés. Les *Polydrosus* rappellent les *Phyllobius* par leur forme. Les *Sitona* présentent les élytres tronqués à la base et plus larges que le pronotum, une taille réduite (de 2 à 6 mm) et des teintes ternes. Ils vivent aux dépens de Légumineuses. Les *Brachycerinae,* avec le genre *Brachycerus,* se reconnaissent facilement à leur taille avantageuse, leur forme massive, leurs élytres soudés et couverts de reliefs marqués. Leurs antennes de sept articles sont courtes et non coudées. Les larves répandues dans la région méditerranéenne et dans les régions tropicales vivent dans les bulbes des Liliacées et des Amaryllidacées. Les *Cleoninae* comprennent deux tribus. Les *Cleonini* ont le rostre épais et caréné. La larve de *Cleonus piger* vit à la base des tiges de divers chardons où elle provoque la formation de galles. Les *Lixini* ont le rostre mince et non caréné. Les *Lixus* ont une forme élancée, presque cylindrique; leur corps est fréquemment recouvert d'un enduit de couleur jaune, rouge ou grise, qui semble provenir de l'élimination de déchets du métabolisme. Les *Larinus* sont des *Lixini* au corps massif et recouvert d'un revêtement semblable à celui des *Lixus.* De taille fréquemment supérieure au centimètre, ils vivent presque exclusivement aux dépens des Composées du groupe des chardons. Leurs larves dévorent le réceptacle des jeunes capitules et y effectuent leur nymphose.

Dans la sous-famille des *Curculioninae* nous mentionnerons la tribu des *Hyperini,* dont les larves vivent à l'extérieur du Végétal nourricier; *Hypera variabilis* est nuisible à la luzerne; *Coniatus tamarisci,* qui vit sur les tamaris,



A. Margiocco



est étonnamment homochrome avec ses taches vertes et rouges. Dans la tribu des *Curculionini*, *Hylobius abietis* est une espèce commune qui vit sur le pin, dans le bois duquel la larve creuse ses galeries. La sous-famille des *Calandrinae* est une des plus importantes de la famille. On y rencontre des espèces qui s'attaquent aux plantes ligneuses. *Pissodes notatus* vit sur les pins malades, où sa larve creuse des galeries sous l'écorce. Les *Cossonini* recherchent le bois mort, plus ou moins décomposé, ou bien les vieilles poutres et les parquets. La tribu des *Orchestini* est représentée par des espèces aux pattes postérieures renflées qui sautent énergiquement. Dans le genre *Orchestes*, plusieurs espèces sont des mineuses des feuilles de hêtre, de chêne et d'orme. Les *Magdalini*, qui comprennent le genre *Magdalis*, ont des larves xylophages qui attaquent les rameaux morts ou dépérissants, surtout ceux des résineux mais aussi des arbres fruitiers. D'autres espèces de *Calandrinae*, comme les *Ceuthorrhynchus*, qui ont six cents espèces dont plus de cent vingt en France, vivent aux dépens des plantes herbacées, des Crucifères, des Labiées, des Boraginacées, etc. Au niveau du lieu de ponte de ces charançons, il se manifeste souvent une réaction du Végétal, dont les cellules prolifèrent, ce qui produit une sorte de galle à l'intérieur de laquelle la larve reste emprisonnée pendant sa croissance. La formation de cette galle semble due à l'action stimulante de sécrétions de l'Insecte ou bien à celle de microorganismes symbiotiques émis par la femelle lors de la ponte. Dans la tribu des *Calandrini* se rencontrent les charançons des grains, *Sitophilus granarius* et *Sitophilus oryzae*, qui attaquent surtout le blé, le maïs et le riz et qui peuvent faire de grands ravages. Comme les *Tribolium*, ces Insectes faciles à élever sont devenus des Animaux de laboratoire, et ont fait l'objet d'innombrables recherches. Les *Balanini*, avec le genre *Balaninus*, sont caractérisés par leur rostre très long et mince. *Balaninus elephas* vit dans les glands et les châtaignes; *Balaninus nucum* est le ver des noisettes.

La sous-famille des *Apioninae*, souvent considérée comme une famille distincte, comprend seulement le genre *Apion*, riche de plus de mille six cents espèces, toutes de petite taille avec un rostre allongé, des antennes non coudées, un corps globuleux et ovoïde. Les *Apion*

▲ **Eulophus schonherri** ***est un Curculionidae de Nouvelle-Guinée, revêtu de brillantes couleurs dues à la présence de squamules colorées, fixées sur le tégument.***

▼ ***Le charançon du blé,*** **Sitophilus granarius,** ***et ses dégâts.***



A. Margiocco

vivent sur des plantes très diverses. Certaines espèces sont de couleur vive : rouge, bleu ou vert.

Les **Attelabidae**, qui ont été séparés des Curculionidae, ont un rostre court ; chez certaines espèces exotiques la tête peut être portée sur un cou démesuré ; la forme est, le plus souvent, massive, avec des couleurs vives, métalliques : rouge, vert, bleu, cuivré ; les antennes ne sont pas coudées. Les Attelabidae sont des charançons vivant sur des essences ligneuses et connus sous le nom de « cigariers » ou de « coupe-bourgeons » en raison de leurs mœurs. Ils renferment des espèces comme *Byctiscus betulae* qui enroule les feuilles de peuplier en un véritable cigare après avoir pratiqué des incisions sur le pétiole et à la base du limbe pour provoquer le flétrissement de la feuille. Les œufs sont déposés dans des entailles pratiquées dans le parenchyme foliaire. *Deporaus betulae* enroule les feuilles de bouleau suivant un entonnoir conique, après avoir sectionné la base de la feuille. Les *Rhynchites* pondent dans la pulpe des pommes, des cerises, des prunes ; en même temps, ils pratiquent des morsures de nutrition dans les bourgeons et les feuilles jeunes des arbres, auxquels ils peuvent être très nuisibles.

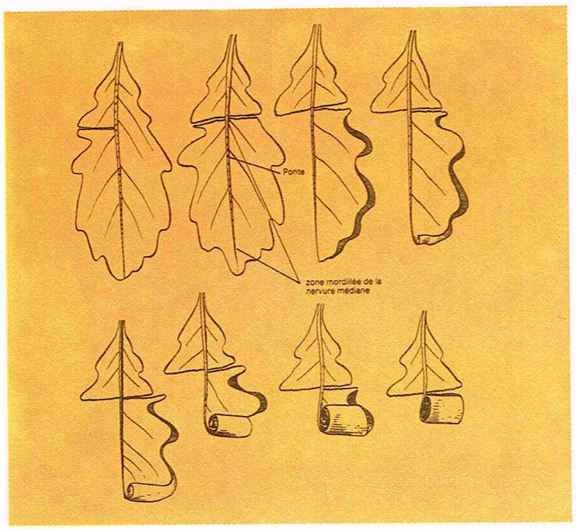
Les **Brenthidae** constituent un groupe d'environ mille sept cents espèces au corps étroit et allongé, au rostre bien développé, et aux antennes non coudées. Le dimorphisme sexuel est souvent intense au niveau du rostre. Les larves et les imagos de beaucoup d'espèces sont des xylophages vivant dans le bois mort ; d'autres sont des prédateurs de Scolytidae et de Platypodidae ; enfin, certaines sont myrmécophiles, comme *Amorphocephalus coronatus*, le seul Brenthidae présent en France.

La famille des **Scolytidae** est parfois difficile à séparer de celle des Curculionidae. Les larves se ressemblent beaucoup. Les imagos de Scolytidae ont une petite taille (moins de 1 cm) ; ils ne possèdent généralement pas de rostre, mais il existe des exceptions, par exemple les *Hylastes*, qui ont un rostre court et qui rappellent les Curculionidae de la sous-famille des *Cossoninae*. Chez les Scolytidae les antennes sont courtes et la massue antennaire est formée de un à six articles fusionnés, sauf dans de rares cas. Le caractère le plus constant qui permet de séparer les Scolytidae des Curculionidae semble être l'existence, chez les premiers, de tibias antérieurs dentés sur leur bord externe ou pourvus d'un crochet apical, cette structure n'existant pas chez les seconds.

Les Scolytidae vivent sous les écorces ou dans le bois d'arbres les plus variés, mais ils semblent bien plus nombreux dans les résineux, au moins dans nos régions où beaucoup d'espèces comme les *Ips* et les *Phloeosinus* sont inféodées aux Conifères. En France, ce sont les pins qui en hébergent le plus grand nombre. Quelques rares espèces vivent dans les plantes herbacées ; *Coccotrypes dactylifera* s'installe dans les graines de palmiers. Les scolytes ont généralement une ou deux générations par an en France, mais ils peuvent en produire jusqu'à quatre lorsque la température est assez élevée. Certains scolytes sont des parasites primaires très nuisibles attaquant les arbres vivants, comme *Ruguloscolytus rugulosus* ou *Ips typographus*. Les parasites secondaires qui attaquent des arbres malades souffrant de la sécheresse, ou d'une défoliation consécutive à cette dernière, sont les plus nombreux et les plus dangereux ; les parasites tertiaires qui s'installent dans le bois mort comme *Xyloterus lineatus* sont sans importance économique.

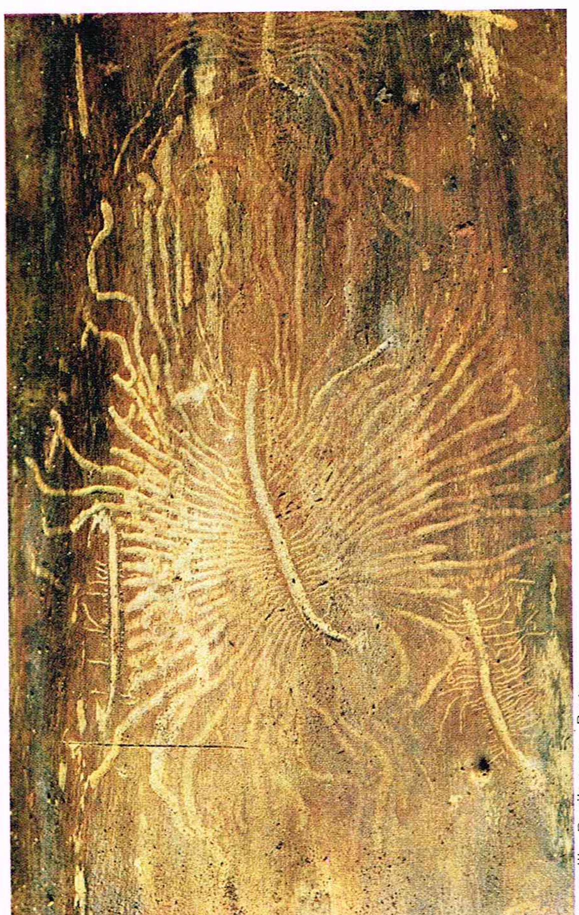
Chez beaucoup de scolytes, le mâle et la femelle collaborent à l'édification d'un système de galeries où seront pondus les œufs. Le trou d'entrée est creusé par le mâle ou par la femelle, ou parfois par les deux sexes, et il sert de lieu d'accouplement. À partir de là sont forées des galeries de ponte, ou galeries maternelles, qui reçoivent les œufs, déposés dans des encoches. Les galeries larvaires sont creusées par les larves à partir des endroits où les œufs ont été déposés ; elles ont un diamètre qui augmente avec la croissance de la larve et elles se terminent chacune par une logette de nymphose. L'adulte sort en perçant l'écorce. La disposition des galeries varie avec chaque espèce. Ainsi, chez les *Scolytus*, la galerie maternelle est simple et les galeries larvaires rayonnent autour en s'inscrivant dans une ellipse. Chez *Cryphalus piceae*, espèce polygame, il existe une chambre d'accouplement centrale, creusée par le mâle, d'où partent des couloirs de ponte occupés chacun par une femelle. Ces types de galeries sont superficiels, installés dans l'écorce ou immédiatement en dessous. Quelques scolytes comme *Anisandrus dispar* ont des galeries pénétrantes qui entrent profondément dans le bois et dans lesquelles les femelles ensemencent des Champignons du genre *Ambrosia*. Les larves ne creusent pas de galeries mais mangent ce Champignon. Les Scolytidae sont de redoutables ennemis des plantations forestières qu'ils peuvent parfois anéantir sur des milliers d'hectares. Ils sont connus des forestiers sous le nom erroné de « bostryches » ; mais ils n'ont rien à voir avec les Bostrychidae.

Les **Platypodidae**, avec plus de sept cents espèces presque toutes tropicales, diffèrent des Scolytidae par l'allongement du premier article des tarses. Ce sont tous des mangeurs de Champignons du genre *Ambrosia*, et leurs mœurs se rapprochent de celles des scolytes mycophages. Ce sont de grands ennemis des forêts tropicales.



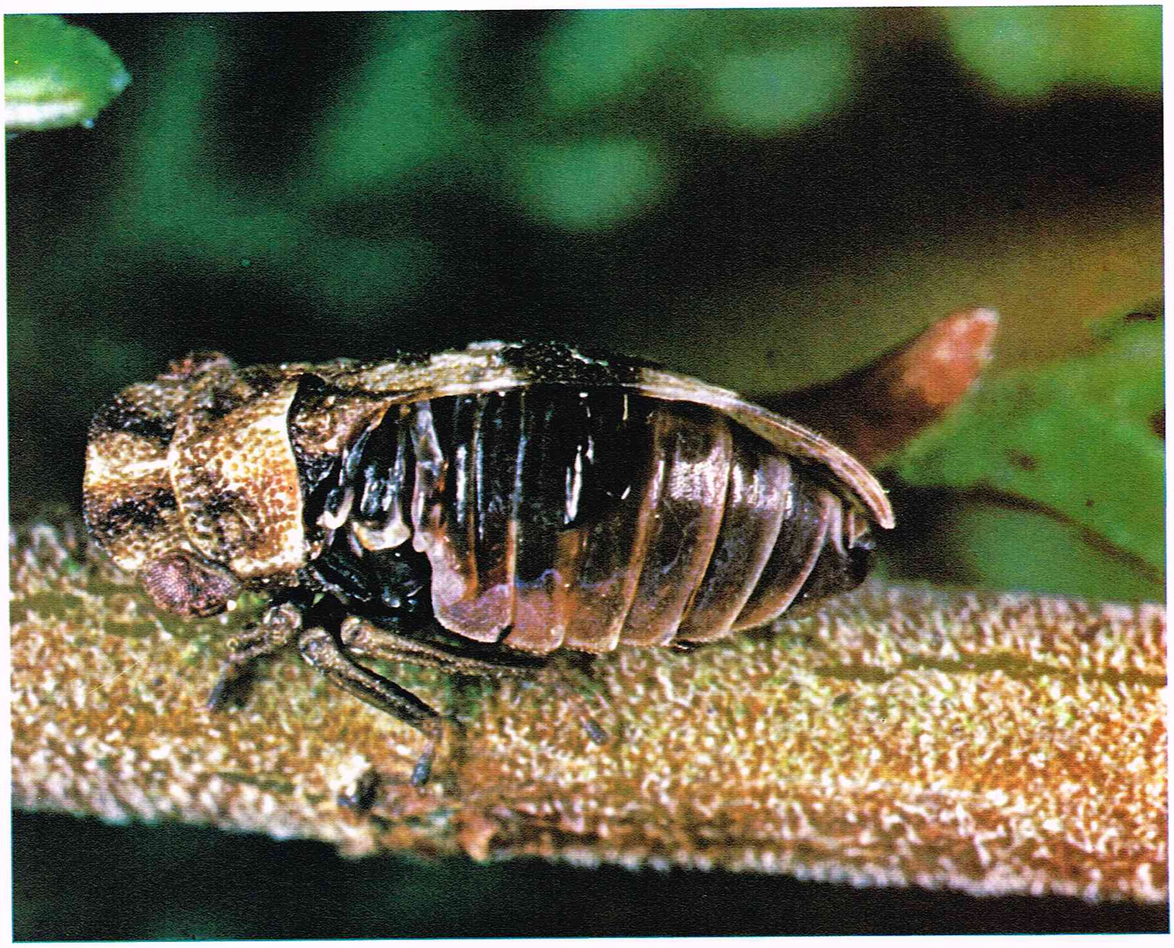
G. Hodebert

▶ ***Schémas montrant les stades successifs de l'enroulement d'une feuille de chêne par la femelle de l'Attelabidae*** **Attelabus nitens.**



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ ***Les galeries de*** **Scolytus** ***ont une forme caractéristique ; la galerie maternelle sert de point de départ aux galeries larvaires rayonnantes. Ces galeries sont creusées dans l'aubier ; on voit ici deux systèmes de galeries et l'amorce d'un autre système en haut.***



◀ **Ulopa reticulata** *(Homoptère) en élevage et dont on a enlevé un élytre pour montrer les Strepsiptères du genre* **Halictophagus** *qui le parasitent; sur le dos : grosse coque d'un mâle déjà sorti; latéralement : petite écaille céphalothoracique d'une femelle. Les Strepsiptères ne tuent pas leur hôte, mais l'affaiblissent et le rendent incapable de se reproduire.*

M. Boulard

Ordre des Strepsiptères

On observe parfois sur l'abdomen de certains Insectes, Hyménoptères et Homoptères notamment, des sortes de petites hernies brunâtres globuleuses ou en écaille, faisant saillie vers l'arrière à partir des membranes intersegmentaires. Ces hernies indiquent la présence de Strepsiptères chez ces Insectes dont on dit alors qu'ils sont stylopisés.

Les Strepsiptères comprennent un petit nombre d'Insectes Holométaboles très particuliers, avec hypermétamorphoses, tous endoparasites au moins à l'état larvaire. Considérés parfois comme des Hyménoptères très dégradés, ils sont en fait plus proches des Coléoptères et, plus précisément, des Rhipiphoridae. Leur taille est minuscule (de 1 à 4 mm), et ils sont caractérisés en outre par un dimorphisme sexuel très accusé.

Les mâles sont ailés, mais diptères : leurs ailes postérieures seules développées sont amples, membraneuses et repliables en éventail; leurs ailes antérieures, très courtes et étroites, sont transformées en balanciers à tégument peu sclérifié. La tête, orthognathe mais à bouche atrophiée, porte des antennes flabellées, composées de quatre à sept articles couverts de sensilles placoïdes, et des yeux globuleux à grosses facettes, séparées par des cloisons pubescentes. Un large cou membraneux relie la tête au thorax. Les deux premiers segments thoraciques sont très faibles, alors que le troisième présente un grand développement en rapport avec celui des ailes fonctionnelles. L'abdomen qui comprend dix segments visibles, dont le premier est étroitement soudé au thorax, se termine par un organe copulateur vulnérant qui reste externe.

Les femelles sont toujours aptères; celles des *Mengeidae* qui mènent une vie libre, ont un corps ovale muni de courtes pattes et d'une tête portant des organes sensoriels moins développés que chez les mâles; celles des *Stylopidae*, parasites durant toute leur vie, restent larviformes avec une tête vestigiale. L'appareil reproducteur des femelles ne possède pas de gonoductes et les ovaires libèrent les ovocytes dans la cavité générale.

La fécondation s'effectue selon un processus peu commun : l'insémination traumatique, le mâle perforant un point quelconque du corps de la femelle chez les *Mengeidae* ou bien la membrane céphalothoracique des femelles de *Stylopidae* en place dans leurs hôtes; ces dernières ne présentent à l'extérieur qu'une sorte d'écaille formée de la tête et du thorax réunis; ce céphalothorax contient des glandes spéciales ou glandes de Nassonov dont la sécrétion attire les mâles pourvus sur leurs antennes d'organes olfactifs très développés.

L'œuf donne une larve triongulinide mobile, pourvue de trois paires de pattes mais progressant surtout par bonds grâce à des flexions abdominales. Elle quitte l'hôte maternel et recherche un nouvel hôte dans le corps duquel elle pénètrera. Là, elle se transforme, devient une sorte de sac, perd ses pattes et ses yeux; les rudiments de pièces buccales qui subsistent ne sont pas fonctionnels et la nutrition s'effectue par osmose, à travers le tégument. Les larves mâles sont toujours plus grosses que les larves femelles.

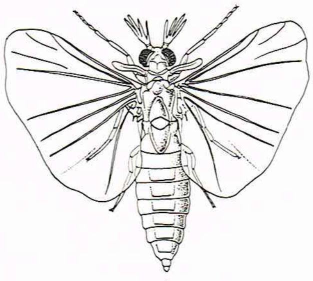
La présence de ces parasites entraîne des troubles chez l'hôte qui peut être modifié dans ses caractères sexuels, devenir stérile et prendre un habitus d'intersexué (stylopisation).

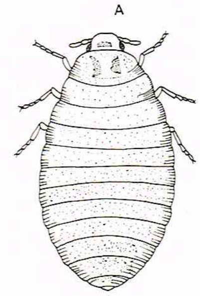
L'ordre des Strepsiptères, dont on a retrouvé des fossiles inclus dans l'ambre de la Baltique (Tertiaire), compte près de quatre cent cinquante espèces réparties en deux familles.

Les représentants de la famille des **Mengeidae**, la plus primitive et la moins nombreuse, ne vivent en parasites qu'à l'état larvaire; *Eoxenos laboulbeni*, l'espèce la mieux étudiée, se développe aux dépens des Thysanoures Lépismatidés.

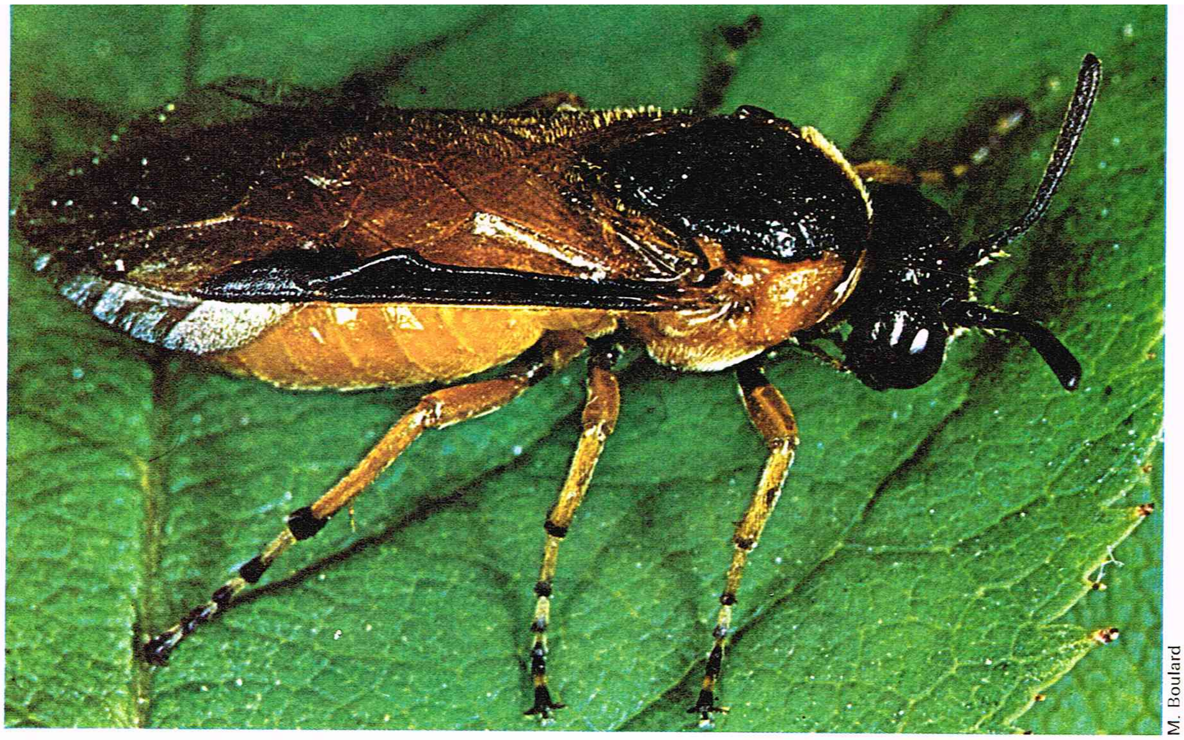
Chez les **Stylopidae**, seuls les mâles adultes sont libres. Cette famille comprend la plupart des espèces connues, qui s'attaquent à des Insectes d'ordres divers, à l'exclusion, notamment, des Coléoptères. Comme exemples, on retiendra *Stylops melittae* et *Xenos vesparum* parasites d'Hyménoptères et les *Halictophagus* parasites d'Homoptères Auchénorhynches.

▼ *Habitus adultes, mâle (A) et femelle (B), de* **Mengenilla quaesita**, *Strepsiptère Mengeidae (d'après Silvestri).*





I.G.D.A.



▶ Arge rosae, *bel Hyménoptère Symphyte dont la larve vit aux dépens des rosiers, mangeant les feuilles.*

M. Boulard

Super-ordre des Hyménoptéroïdes

Il ne comprend que l'ordre des Hyménoptères, dont la parenté avec d'autres ordres d'Holométaboles reste incertaine.

Ordre des Hyménoptères

Apparus, semble-t-il, au début du Jurassique, presque en concordance avec l'épanouissement des plantes à fleurs, les Hyménoptères constituent l'un des ordres les plus importants du monde animal, tant par la diversité et le nombre que par les particularités de leur biologie. Ils se définissent ainsi : Insectes Holométaboles de taille très variable, allant de 0,1 mm (trichogrammes) à 50 mm (pompiles et sphégiens exotiques), typiquement pourvus de deux paires d'ailes membraneuses et transparentes, peu nervurées, les postérieures étant plus petites et solidaires des antérieures pendant le vol; tête généralement orthognathe, munie de pièces buccales primitivement broyeuses mais venant progressivement au type lécheur-suceur; tubes de Malpighi très nombreux (en général une vingtaine) ; cerveau et corps pédonculés souvent très développés, ainsi que les éléments sensoriels des antennes; mâles haploïdes et femelles diploïdes; dimorphisme sexuel notable et l'ovipositeur des femelles pouvant être modifié en aiguillon; parthénogenèse fréquente; larves de type varié, mais surtout éruciformes ou vermiformes; métamorphoses s'effectuant le plus souvent dans un cocon.

Diurnes et floricoles à l'état adulte, établissant des rapports souvent étroits avec les Phanérogames, les Hyménoptères montrent en outre deux tendances évolutives distinctes : l'une, qui se manifeste à l'état larvaire, vers le parasitisme, l'autre, qui apparaît à tous les stades, vers la vie sociale. La construction, collective ou non, de nids architecturés, les soins suivis aux larves, l'alimentation sélective (proies, sécrétions nutritives), la division du travail pour certains et l'aptitude particulière au sommeil qui caractérise un grand nombre de ces Insectes, montrent que le psychisme est remarquablement développé dans ce groupe.

L'ordre réunit une très grande quantité d'espèces; près de trois cent mille sont connues, mais celles-ci ne représentent qu'une fraction du nombre réel.

Les Hyménoptères se répartissent en deux sous-ordres très inégaux : les Symphytes et les Apocrites.

Sous-ordre des Symphytes

Les Symphytes, ou porte-scie, regroupent les formes les plus primitives, assez peu nombreuses (six mille environ) et dont l'abdomen, soudé au thorax, ne présente pas d'étranglement. L'appareil buccal est broyeur et les ailes sont normalement nervurées. L'ovipositeur, à valves en forme de lames de scie, permet la ponte endophyte.

Les larves, dites éruciformes car elles ressemblent beaucoup à des chenilles, se distinguent aisément de ces dernières par les caractères particuliers suivants : elles possèdent un seul stemmate de chaque côté de la tête et soit au moins douze pseudopodes abdominaux intermédiaires, soit pas du tout. Ces larves sont très généralement phyllophages, quelques-unes sont mineuses et d'autres cécidogènes, mais chaque espèce se nourrit sur une plante déterminée ou sur un petit groupe de plantes, Phanérogames ou Fougères. Inquiétées, certaines manifestent l'étrange réflexe de relever l'abdomen au-dessus de leur tête; l'hémaphrorrée est également fréquente. D'autres, grégaires, peuvent tisser des toiles collectives. La croissance achevée, la larve va le plus souvent se nymphoser dans le sol, à l'intérieur d'un cocon.

Les imagos, diurnes pour la plupart, butinent les fleurs, mais on connaît quelques cas de prédation chez les tenthrèdes. Leur vie est brève, solitaire, uniquement vouée à la reproduction, les Symphytes ne se livrant à aucune construction; les mâles et les femelles diffèrent souvent par la couleur. Au point de vue économique, les Symphytes ont une importance car plusieurs d'entre eux peuvent être nuisibles à des plantes cultivées ou à des arbres.

Le sous-ordre a une répartition mondiale; il est cependant mieux représenté dans les régions humides sous climat tempéré. Il se subdivise en six super-familles.

Super-famille des Xyeloidea

Les *Xyeloidea* se caractérisent par leur livrée terne, leur troisième article antennaire fort long et la nervation alaire la plus détaillée qui existe chez les Hyménoptères. Les femelles, dont l'ovipositeur atteint parfois une longueur supérieure à celle du corps, pondent sur les Conifères, et les larves possèdent des pseudo-pattes à chaque urite, y compris le premier, ce qui est exceptionnel. En France, *Xyela julii*, l'espèce la plus commune, se développe dans les cônes de pin et butine sur les fleurs de bouleau.

Super-famille des Megalodontoidea

Les *Megalodontoidea* rassemblent des Symphytes trapus, à tête relativement grande munie d'antennes courtes, chez les Mégalodontidés, ou longues, chez les Pamphiliidés. Les larves, dépourvues de fausses pattes, vivent souvent en groupes dans des lames découpées sur des feuilles et maintenues enroulées par des points de soie (*Pamphilius* du bouleau), ou sur des toiles collectives, comme les *Neurotoma nemoralis*, qui causent parfois des dégâts dans les vergers.

Super-famille des Siricoidea

Les *Siricoidea*, les plus grands des Symphytes, ressemblent à des guêpes qui auraient un corps massif, allongé et cylindrique, mais ils présentent parfois des teintes métalliques. Les antennes sont formées de nombreux articles, jusqu'à trente. Les femelles, dont l'ovipositeur, en aiguille saillante mais non serratulée, est parfois



I. Bucciarelli

très long, introduisent leurs œufs un à un, principalement dans le bois de Conifères morts ou dépérissant, en perforant l'écorce.

La larve est en effet xylophage et creuse des galeries qui s'élargissent avec la croissance de l'Insecte; elle est aveugle, dépourvue de fausses pattes, mais possède à l'extrémité du corps une protubérance cornue qui sert d'appui pour les déplacements. L'évolution larvaire est longue et dure de deux à trois ans; au terme de cette période, le Siricoïde s'aménage une logette près de la surface, puis tisse un cocon de soie mêlée de sciure où il se nymphose et devient adulte.

L'imago perfore la couche souvent mince qui le sépare de l'extérieur. *Urocerus gigas,* le sirex géant dont la femelle dépasse 40 mm, *Sirex juvencus,* de couleur noir métallique, et *Tremex fuscicornis* qui, contrairement aux autres, vit dans les arbres feuillus, sont parmi les mieux connus.

Super-famille des Cephoidea

Les *Cephoidea* renferment des espèces moyennes ou petites, à tête globuleuse et à abdomen plutôt comprimé latéralement. Les larves n'ont que des pattes thoraciques réduites et elles vivent dans les tiges de diverses plantes.

Certaines, comme le cèphe du blé, *Cephus pygmaeus,* sont occasionnellement nuisibles aux céréales. Les adultes apparaissent en juin; la femelle, dont l'ovipositeur est peu développé, choisit pour pondre des tiges portant déjà l'épi, et dépose un œuf un peu au-dessous de ce dernier. La larve descend en mangeant la moelle et en perforant les cloisons nodales. Vers la mi-juillet, elle atteint la partie souterraine de la plante et file un long cocon parcheminé, après avoir pratiqué une incision circulaire dans le chaume le rendant très fragile : les blés ainsi attaqués versent au moindre vent.

Tachelus tabidus, qui ressemble au cèphe mais est entièrement noir, et qui est, comme ce dernier, paléarctique, et *Janus integer,* d'Amérique du Nord, causent parfois des dégâts comparables.

Super-famille des Tenthredinoidea

Cette super-famille, la plus importante, se compose de cinq familles principales, qui se différencient par la forme des antennes.

Chez les **Argidae**, les antennes n'ont que trois articles, dont le dernier est fort long et souvent claviforme. Les larves, bien pourvues en pattes abdominales, se développent isolément, la plupart sur des feuilles, comme *Arge rosae,* très commun en France, sur les rosiers, et *Schizocera furcata,* sur les ronces. Avec le genre néotropical *Dielocerus,* on observe les prémices d'un instinct maternel, les femelles restant près de leurs larves.

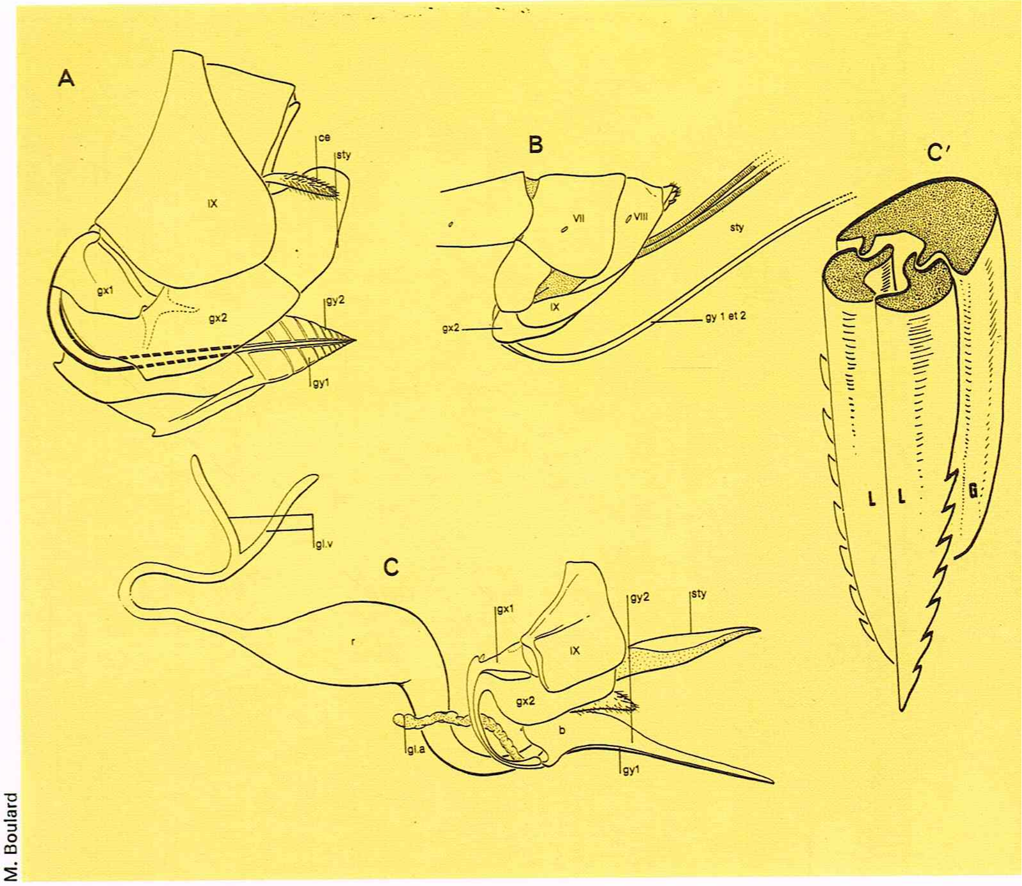
Les **Cimbicidae**, de taille assez forte et d'aspect trapu, ont des antennes composées d'un faible nombre d'articles et dilatées en massue. Les larves, très grosses et pruineuses, munies de pattes thoraciques et abdominales bien développées, peuvent s'enrouler en spirale. Le gros *Cimbex femorata* (25 mm), qui vit sur le bouleau, et *Cimbex quadrimaculata,* que l'on trouve sur l'aubépine et les prunus, ont des larves dépassant 40 mm.

Les **Diprionidae**, ou **Lophyridae**, portent des antennes courtes, quoique formées de nombreux articles

◀ **Rhodogaster viridis** *dont la couleur verte est exceptionnelle chez les Symphytes.*
▼ *A gauche, les Hyménoptères Symphytes ont, pour la plupart, des larves ressemblant beaucoup à des chenilles; ces fausses chenilles diffèrent des vraies par des caractères bien visibles ici* (**Arge rosae** *vu de profil*) *: un seul œil simple (de chaque côté) et des pseudopodes sous tous les segments abdominaux.*
A droite, tableau comparatif des terminalia (derniers segments de l'abdomen) femelles montrant l'appareil de ponte et ses modifications dans les trois grands groupes d'Hyménoptères : A, Symphyte (**Pteronidea**)*; B, Térébrant* (**Megarhyssa**) *[seule la partie de la longue tarière est figurée]; C, Aculéate* (**Apis**) *[augmenté de l'appareil glandulaire]; avec C', apex très grossi de l'aiguillon : b, bulbe de l'aiguillon; ce, cerque, G, gorgeret (gy2); gl. a, glande alcaline; gl. v, glande à venin ou glande acide; gx 1, 2, gonoxites antérieurs et postérieurs; gy 1, 2, gonapophyses antérieures et postérieures; L, lancettes (gy 1); r, réservoir à venin; sty, gaine ou styloïde; les chiffres romains numérotent les terminalia (d'après Snodgrass).*

G. Hodebert





M. Boulard

et différentes selon le sexe : elles sont fortement pectinées chez les mâles et simplement serrulées chez les femelles. Ils constituent une famille inféodée aux Conifères. Les larves, polypodes et grégaires, au moins dans les premiers stades, dévorent les aiguilles et peuvent causer de graves dommages dans les pinèdes, allant parfois jusqu'à dépouiller les arbres. Le diprion du pin, *Diprion pini* est très commun en Europe; le mâle est entièrement noir et la femelle jaune pâle avec des dessins noirs sur la tête et le thorax et une large bande transversale noire sur l'abdomen. La larve tisse un cocon brun, le plus souvent fixé à l'aisselle des rameaux, ou quelquefois, à la suite d'une chute de l'Insecte, dans les herbes.

Les **Tenthredinidae** constituent la famille la plus nombreuse des Symphytes. Les antennes diffèrent avec le sexe de la même manière que chez les diprions, mais ici elles sont longues et formées de peu d'articles (sept à onze). Les larves, polypodes, sont principalement phyllophages; celles de *Croesus septentrionalis* se tiennent en groupe, placées en ordre sur la tranche d'une feuille d'aulne ou de bouleau qu'elles dévorent, et ont la curieuse habitude de redresser l'abdomen en S toutes ensembles.

Certaines espèces s'attaquent aux fruits et peuvent devenir nuisibles, ainsi, *Holocampes minuta* et *H. flava*, les holocampes, dont les femelles pondent dans les fleurs des pruniers; d'autres espèces sont cécidogènes, tels *Euura amerinae* sur le saule, *Strongylogaster lineata*, ou tels *Tenthreda maculata* et *T. scrophulariae*, qui, avec respectivement 14 et 15 mm de longueur, sont les plus grosses espèces de nos régions. Les Tenthrédinidés habitent tous les continents sauf l'Australie où ils sont remplacés par les Pergidae.

Les **Pergidae** ont également des représentants en Amérique du Sud. Les *Perga* ressemblent à des *Cimbex* et possèdent des antennes relativement courtes et en forme de massue. Les larves, qui n'ont qu'une paire de fausses pattes (anales), vivent sur les eucalyptus et manifestent un grégarisme interattractif prononcé au point de former des groupes compacts se déplaçant de concert ou en chaîne, les pattes anales de chaque larve étant fixées sur le cou de la larve suivante, d'une façon curieusement analogue à celle des chenilles processionnaires.

Super-famille des Orussoidea

Les *Orussoidea* ne sont représentés que par la seule petite famille des **Orussidae** qui comprend quelque soixante-dix espèces très particulières se distinguant des autres tenthrèdes, autant par l'habitus que par l'éthologie. Les imagos ont un corps cylindrique au tégument extrêmement dur; la tête, globuleuse, porte des tubercules sur la face; les antennes, insérées au-dessous du clypéus, disposition unique chez les Hyménoptères, sont formées d'articles très inégaux, notamment chez la femelle; les ailes ont une nervation réduite, laissant des cellules ouvertes; enfin, au repos, la tarière, très longue, est rentrée dans le corps, ce qui est exceptionnel. Les larves, totalement apodes, vermiformes, évoluent en parasites internes des larves xylophages des Coléoptères, surtout des Buprestidés.

En raison de toutes ces particularités, les Orussoidea ont été parfois considérés comme formant un sous-ordre intermédiaire entre les Symphytes et les Apocrites, quoiqu'ils présentent beaucoup de caractères les rapprochant des Siricoidea.

Sous-ordre des Apocrites

Les Hyménoptères Pétiolés, ou Apocrites, se distinguent nettement des Symphytes par l'étranglement très étroit, formant comme un pétiole, qui semble séparer le thorax de l'abdomen. En réalité, ce pétiole est constitué par le second urite, le premier, dit segment médiaire, étant intégré au thorax; le reste de l'abdomen prend le nom de gastre. L'appareil buccal est broyeur-lécheur ou broyeur-suceur. Suivant la conformation et la fonction de l'ovipositeur, on sépare les Apocrites en deux grands groupes, les Térébrants et les Aculéates, qui se trouvent avoir à peu près la même importance et présenter des éthologies fort différentes.

★ *Groupe des Térébrants*

Les Térébrants sont également appelés « porte-tarière » ou encore « *Parasitica* », car chez eux l'organe de ponte est une fine tarière le plus souvent bien visible et ils se développent tous en parasites d'hôtes divers, des Animaux surtout (alors souvent nommés amphitryons) mais

▼ **Diprion pini** ***mâle, bien reconnaissable à ses antennes pectinées. Les larves de cette espèce dévorent les aiguilles de pin.***



J. Carayon



aussi des Végétaux. Ce sont des Hyménoptères de taille petite ou moyenne, caractérisés par des antennes d'au moins seize articles, une nervation alaire réduite et parfois nulle, la base du fémur brusquement rétrécie et paraissant former un second trochanter, des larves apodes d'abord mobiles puis immobiles. Fort nombreux et de répartition mondiale, ils forment quatre super-familles naturelles, traitées ici très succinctement.

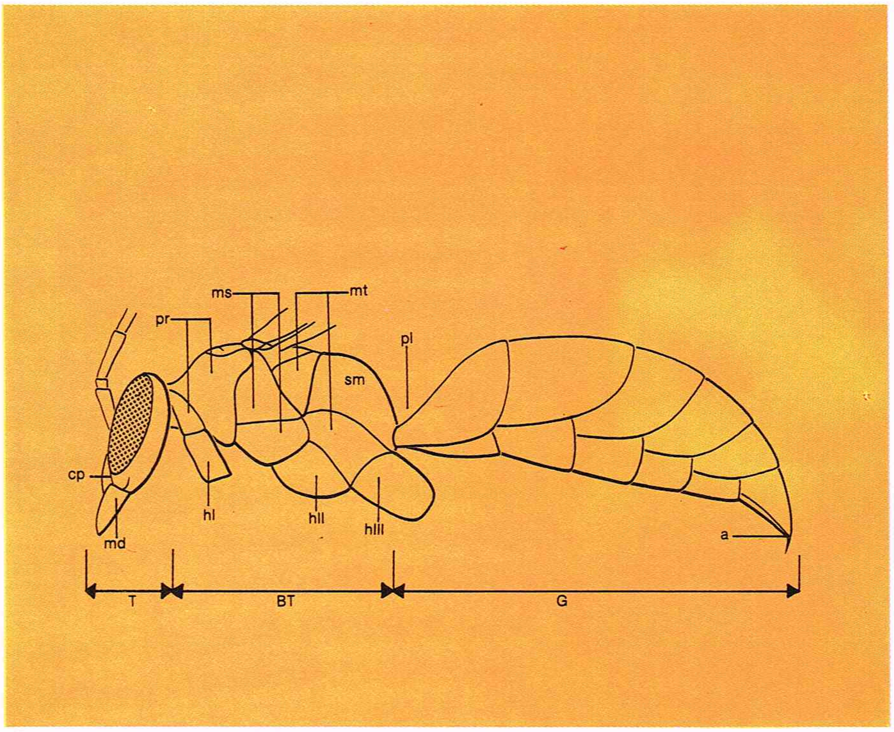
Super-famille des Cynipoidea

Les *Cynipoidea,* de taille plutôt minuscule (1 à 8 mm), ont des colorations peu variées, dans la gamme des bruns, allant du jaunâtre au noir. Les antennes sont filiformes et non coudées; les ailes n'ont pas de ptérostigma et seulement quelques cellules; le gastre, souvent comprimé, présente un segment, généralement le second, beaucoup plus grand que les autres. L'œuf est allongé et muni d'un pédicelle; les larves ne tissent pas de cocon. Les Cynipoidea sont classés en une dizaine de familles, toutes parasites de larves diverses, hormis celle des *Cynipidae*, biologiquement très remarquable en ce qu'elle comprend de nombreuses espèces cécidogènes, ou simplement gallicoles et pouvant être douées d'hétérogonie.

Chez les **Cynipidae**, en effet, la femelle, qui possède une tarière bien développée mais engainée au repos, à l'intérieur du corps (cas peu fréquent chez les Térébrants), introduit ses œufs dans les tissus végétaux; ceux-ci, dès l'embryogenèse des œufs, réagissent en produisant tout autour des *cécidies*, ou galles, plus ou moins complexes, du type histioïde, dont le mécanisme de formation n'est pas tout à fait élucidé mais semble déclenché par des sécrétions, ou des excreta, de l'embryon, puis de la larve. Seules les plantes vasculaires, principalement les Fagacées (85 %) et les Rosacées, fournissent le support, les feuilles étant davantage attaquées que les autres organes. Dans tous les cas, l'aspect de la cécidie est caractéristique de l'espèce et, éventuellement, de la phase biologique de cette dernière.

Un bon exemple est donné par *Biorrhiza aptera* de notre faune, dont le cycle est hétérogonique : les femelles agames sont d'assez gros Cynipides de 3,5 à 7 mm de longueur, de couleur brun rougeâtre et dépourvus d'ailes; elles sortent l'hiver de galles ligneuses très dures installées sur les radicelles des chênes et vont pondre dans de jeunes bourgeons; en se développant, les œufs induisent la formation de grosses cécidies, connues sous le nom de « pommes de chêne ». Les Insectes mâles et femelles qui en sortent, en mai-juin, sont ailés et plus petits que les femelles agames (ils mesurent de 2 à 3 mm). Les femelles fécondées de cette deuxième génération iront pondre en terre, dans les racines des chênes.

La détermination des sexes reste cependant encore assez mal connue; on sait, grâce à Picard, que les femelles



G. Hodebert

▲ *Représentation schématique d'un Hyménoptère Pétiolé (Aculéate), vu de profil : T, tête; BT, bloc thoracique; G, gastre; a, aiguillon; cp, clypeus; hI, II, III, hanches antérieure, moyenne et postérieure; md, mandibule; ms, mésothorax; mt, métathorax; pl, pétiole; pr, prothorax; sm, segment médiaire.*



M. Boulard



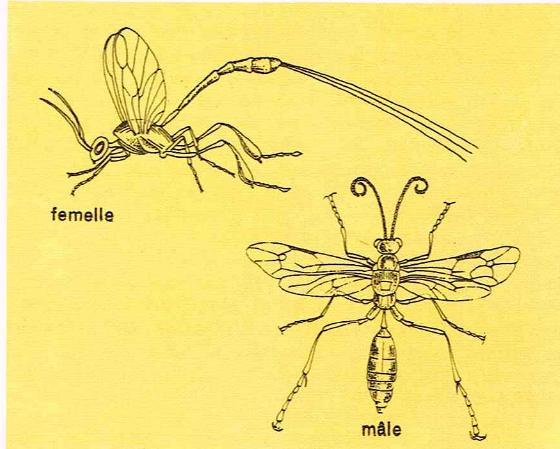
M. Boulard

◀ *Page ci-contre, à droite, « pommes de chêne », zoocécidies induites par la forme* pallida *de* Biorrhiza aptera; *p. 131, à gauche, une « pomme de chêne », ouverte, montrant des larves et des nymphes de la même espèce, dans leurs logettes; à droite, les jeunes adultes* pallida, *venant d'éclore, parcourent la surface de la « pomme » en tous sens avant de s'envoler et s'arrêtent parfois longuement dans une « attitude prostrée », tête baissée et ailes écartées, souvent par couples se faisant face.*

M. Boulard



A. Margiocco



I.G.D.A.

▲ *A gauche,* **Ichneumon grossorius,** *l'un des plus grands représentants de la super-famille des Ichneumonoidea, en Europe (18 mm de long). Il parasite les chenilles de Sphingides. A droite, Ichneumonidé mâle en vue dorsale, les ailes étalées montrant la place de l'aréole caractéristique, et Gastéruptionide femelle, vue de profil, montrant l'insertion très dorsale du gastre et le long ovipositeur térébrant.*

agames sont soit androphores, soit gynéphores, et que parfois aussi, mais dans une faible proportion, elles portent des œufs donnant l'un ou l'autre sexe.

Le plus souvent, le cycle des Cynipides s'accomplit aux dépens des organes aériens; *Neuroterus lenticularis,* la forme agame de *Neuroterus quercus,* sort en mars après avoir passé l'hiver dans ces petites cécidies lenticulaires que l'on observe nombreuses à la face inférieure des feuilles de chêne dès la fin de l'été; elle pond sur les jeunes pousses qui développent des galles en forme de groseille autour des larves de la génération sexuée *(Neuroterus baccarum),* laquelle sera adulte en juin.

D'autres Cynipides requièrent deux plantes-hôtes successives; ainsi, *Cynips calicis* se développe, agame sur la cupule des glands de *Quercus pedunculata*, et bisexué dans des galles-amphores sur les fleurs de *Q. cerris*. Les espèces inféodées aux Rosacées ne présentent généralement pas une telle alternance; la reproduction est alors normale, bisexuée, mais peut parfois être remplacée par une agamogenèse géographique. Par exemple, dans les populations asiatiques de *Rhodites rosae*, les mâles et les femelles existent en proportions égales, alors que chez nous les mâles sont rarissimes. La cécidie, commune sur les églantiers, englobe un bourgeon et peut atteindre la taille d'une petite pomme d'où partent des filaments fort nombreux et serrés, contournés, rougeâtres à l'extrémité. Cette formation, appelée *bédéguar*, contient de l'acide tannique et a été utilisée, de même que les « noix de galle » déterminées sur les rameaux de chêne par les *Cynips tinctoria* et *C. kollari*, pour le tannage des cuirs ou la fabrication de teinture noire.

Les espèces gallicoles ou inquilines pondent dans les cécidies d'autres Cynipides, qu'elles peuvent altérer; les *Periclistus* causent ainsi l'hypertrophie du bédéguar. A l'opposé, les *Synergus* ne modifient pas la galle des *Cynips*.

Super-famille des Ichneumonoidea

Les *Ichneumonoidea* sont tous des parasites entomophages ou, plus rarement, arachnophages.

Ils présentent les caractères particuliers suivants : des antennes fines et droites, composées de très nombreux articles, des ailes antérieures pourvues d'un ptérostigma et peu nervulées, une tarière ventrale souvent très développée, sortant un peu avant l'extrémité abdominale. Leur reproduction est bisexuée et assortie fréquemment de polyembryonie.

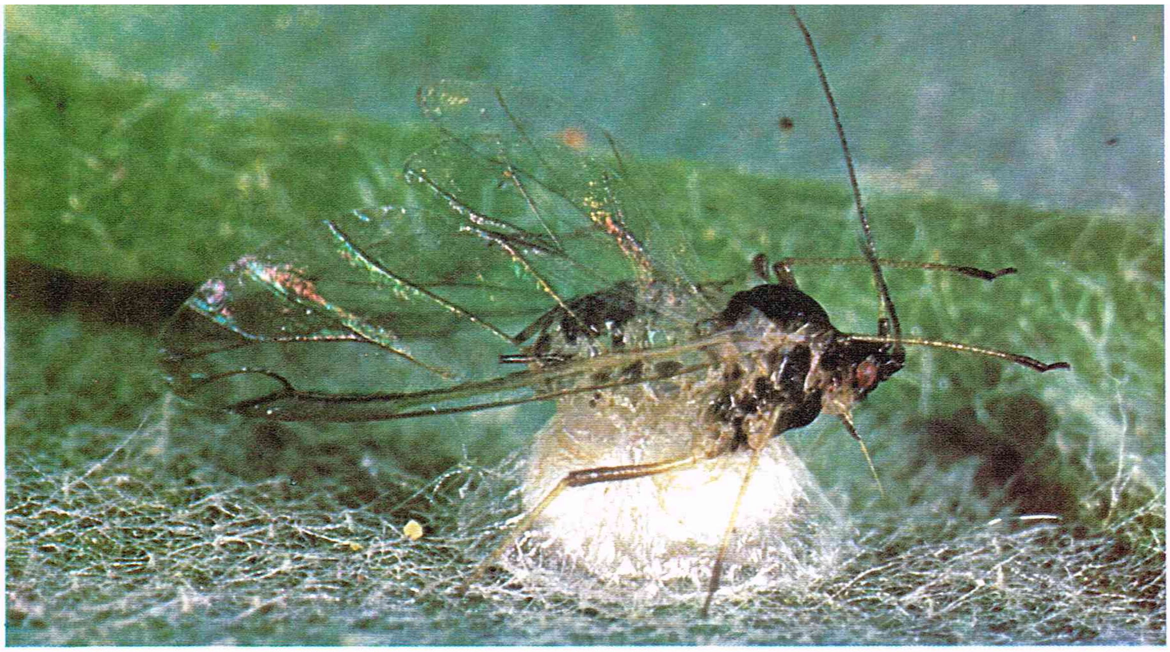
Les Ichneumonoïdes accompagnent leur piqûre d'une émission de venin, paralysant, temporairement dans la plupart des cas, l'hôte dans ou sur lequel s'effectuera une ponte. Ce venin est produit par deux sortes de glandes, l'une alcaline et l'autre acide, très semblables à celles des guêpes. Les hôtes sont principalement les vraies et les fausses chenilles, les larves de Coléoptères et de Diptères. Beaucoup d'Ichneumonoïdes tiennent de ce fait un rôle écologique considérable et contrôlent naturellement les populations de beaucoup d'Insectes phytophages; un certain nombre sont utilisés avec succès pour la lutte biologique.

Les larves, ectoparasites ou endoparasites suivant les cas, se nourrissent de tissus vivants et se nymphosent soit à l'intérieur, soit à l'extérieur de l'amphitryon, mais toujours dans un cocon soyeux.

Les adultes butinent comme c'est la règle chez les Hyménoptères; cependant, les femelles de nombreuses espèces lèchent les humeurs qui sourdent des piqûres qu'elles infligent à leurs victimes; ce comportement peut accompagner la ponte, mais il peut aussi être sans rapport avec celle-ci et devenir alors tout à fait prédateur, comme c'est le cas pour les *Exeristes* qui élargissent la blessure avec leurs mandibules. En général, la vie imaginale ne dure que quelques semaines, mais souvent la femelle hiverne. Le groupe compte une dizaine de familles, dont nous allons à présent entrevoir les principales.

La famille des **Ichneumonidae** rassemble plus de trois mille espèces connues et caractérisées par la présence, à l'aile antérieure, de deux cellules discoïdales et d'une petite cellule particulière, appelée *aréole*, le plus souvent de forme pentagonale. De taille comprise entre 5 et 30 mm, ces Insectes sont pour la plupart monochromes, sombres ou noirs; cependant quelques espèces comme les *Xantopimpla* tropicaux et les ichneumons européens ont des couleurs de guêpes. Chez les plus connus, les ichneumons, la fécondation intervient en automne et les femelles passent l'hiver, engourdies sous les écorces, les feuilles mortes ou dans les Mousses. Les femelles, dont la tarière est courte, parasitent des chenilles, notamment de Sphingides, chaque espèce ayant une proie particulière et y déposant un seul œuf. La larve croît dans le corps de la chenille, laisse celle-ci se nymphoser, puis la mange et achève son développement; ainsi, c'est de la chrysalide du Lépidoptère que sort, par un trou net et circulaire, l'ichneumon adulte.

Le genre voisin *Amblyteles* comprend *A. palliatorius*, parasite du sphinx-à-tête-de-mort, et les seuls Insectes Hyménoptères connus pour être trogloxènes se rencontrant fréquemment dans les grottes. Les *Mesotenus* s'attaquent aux progénitures des guêpes solitaires, les *Gelis* aux cocons d'Araignées, mais c'est parmi les pim-



M. Boulard

◀ *Les* **Praon** *sont de minuscules Ichneumonoïdes Braconides dont les larves vivent en endoparasites des pucerons. Au moment de la nymphose, ils quittent leur hôte venant de mourir, et tissent sous sa dépouille un cocon en forme de tabouret de cirque tout à fait typique.*

plines que se trouvent les plus grands Térébrants et ceux qui sont pourvus d'une très longue tarière. Beaucoup d'entre eux recherchent les larves xylophages qu'ils atteignent en perforant souvent plusieurs centimètres de bois et aussi celles qui sont à l'abri dans les logettes des nids en mortier des Hyménoptères supérieurs. L'œuf, qui se présente effilé et pédonculé, est déposé sur ou à côté du corps de l'hôte sans que celui-ci soit piqué ; la larve évoluera en ectoparasite. Comme exemple de ces deux cas nous pouvons citer *Rhyssa persuatoria,* qui se développe aux dépens des urocères, et *Pimpla macrocerus,* qui fixe son œuf à la paroi interne des nids terrestres des odynères, après les avoir forés. A l'éclosion, la larve de *Pimpla* se laisse tomber sur l'hôte.

Un cas particulier est fourni par les *Polysphincta*, dont l'œuf est pondu sur une Araignée ; cette dernière continue de se mouvoir normalement, portant sur son dos une larve de plus en plus grosse, laquelle finira par la tuer.

La famille des **Braconidae** réunit les espèces qui ne possèdent qu'une seule cellule discoïdale ; elle est proche de la famille précédente, sur les plans morphologique et éthologique. L'ovipositeur des femelles est parfois très développé, et l'on cite toujours l'exemple de cet *Iphiaulax* sud-américain dont la tarière est quatorze fois plus longue que le corps. Le plus souvent, la croissance du Braconide retarde celle de l'hôte, qui est, le plus souvent, une chenille, ou encore une larve de Coléoptère ou de Diptère. Contrairement aux ichneumons, les Braconides se développent en grand nombre dans un même hôte, soit que la femelle y ait déposé beaucoup d'œufs, soit que l'espèce soit douée de polyembryonie, soit encore que les deux phénomènes se conjuguent, comme c'est le cas pour les *Macrocentrus*, dont la femelle pond quelque deux cents œufs qui donneront chacun cinquante individus.

Les endoparasites sont les plus fréquents, et les larves évoluent entre les organes de l'amphitryon qu'elles respectent en général, ne se nourrissant que du milieu interne ; leur croissance terminée, elles peuvent, comme les *Apanteles*, sortir toutes à la fois en traversant la peau, et elles tissent, le plus souvent chacune pour elle-même, un cocon à la surface du corps de la chenille. Celle-ci, quelque temps encore, portera la multitude de ces petits flocons, avant de mourir. Parfois, l'hôte ne meurt pas et peut même se métamorphoser, mais ses organes génitaux sont atrophiés et il est incapable de se reproduire. Dans le cas des *Praon*, la larve sort d'un puceron mort, et construit, entre ce dernier et la feuille, un cocon de forme caractéristique, en tabouret de cirque.

Les Braconides adultes se nourrissent en général de sucs végétaux ; mais la femelle d'*Habrobracon*, espèce utilisée pour lutter contre la teigne de la pomme de terre, s'alimente de façon singulière, se conduisant en véritable prédateur, ainsi que l'a montré Trouvelot. Elle détecte sa proie à l'odeur, grâce à ses antennes, puis elle atteint la chenille dans son cocon et la paralyse définitivement, son venin entraînant le relâchement musculaire irréversible, à l'exception des parties cardiaques ; la mucosité entourant la tarière a la propriété de se solidifier et de subsister comme un fin tubule lorsque l'organe est retiré ; la femelle se retourne alors et se sert du tube pour aspirer le sang de la proie (dans laquelle, d'ailleurs, elle a pu pondre).



J. Legrand

◀ *Femelle de* **Trioxys** *en train de pondre dans le corps d'un jeune puceron. Les Ichneumonoidea Aphidiidae sont de très petits Hyménoptères qui se développent aux dépens des Homoptères Aphididae.*

Les **Aphidiidae**, de très petite taille et dont la tête est plus large que le thorax, sont des parasites solitaires de pucerons, dont ils contribuent à limiter les populations.

Les **Pachylommatidae**, voisins des précédents, s'attaquent aux fourmis.

Les **Evaniidae** se remarquent à la forme du gastre, très réduit et très plat, ainsi qu'au pétiole inséré très haut sur le bloc thoracique ; tous se développent dans les oothèques des blattes.

Chez les **Gasteruptionidae**, le gastre se rattache de la même façon au segment médiaire, mais il est long et comprimé ; ces Insectes vivent en ectophages des abeilles solitaires.

Les **Agriotypidae**, caractérisés par un long pétiole et des antennes courtes, méritent d'être cités en raison de leur adaptation à la vie aquatique : ils parasitent les nymphes de phryganes.

Quant à la dernière famille que nous signalerons, celle des **Trigonalidae**, ses représentants aux allures de petites guêpes comptent des parasites primaires mais aussi des hyperparasites, certaines espèces s'attaquant à des Ichneumonides qui eux-mêmes parasitent des chenilles.

Super-famille des Chalcidoidea

Les *Chalcidoidea* constituent l'un des groupes d'Hyménoptères les plus importants, à la fois par le nombre des espèces qui dépassent fort probablement un million, et par leur rôle écologique en tant que parasites d'autres Arthropodes. Leur taille habituelle se situe entre 1 et 2 mm, mais ils renferment les plus petits Insectes connus, si minuscules qu'une vingtaine d'entre eux peuvent se développer dans un œuf de papillon ayant 1 mm^3 de capacité. Tous portent des antennes coudées après le scape, qui est long, et des ailes dont la nervation ne présente qu'une nervure subcostale, prolongée par une nervure marginale et un fragment de radiale se terminant en

boule. Cependant, quelques espèces sont aptères ou brachyptères, caractéristiques qui ne sont pas forcément en rapport avec le sexe. La couleur est généralement métallique ou noire. Les fémurs, souvent renflés, surtout au niveau des pattes postérieures, permettent le saut. Les espèces sont très prolifiques et en grande majorité plurivoltines. La croissance est rapide, éventuellement avec des hypermétamorphoses; la chrysalidation s'effectue au-dehors de l'hôte et sans cocon, à de rares exceptions près. Les Chalcidoïdes qui parasitent toutes sortes d'Araignées ou d'Insectes suivant des régimes divers, comptent une vingtaine de familles dont on donnera seulement quelques exemples.

Chez les groupes les moins évolués, dont la taille est grande ou moyenne, les antennes et la tarière sont souvent longues; la fécondité est moyenne; les larves sont prédatrices ou ectoparasites (**Eupelmidae**) et peuvent devenir végétariennes (certains **Eurypelmidae**) après avoir dévoré leur hôte phytophage.

Les **Callimomidae**, ou **Torymidae**, de teinte métallique et aux hanches démesurées, sont surtout entomophages; *Podagrion splendens* parasite les oothèques de mantes; les *Torymus* s'attaquent aux Cynipides, de même que divers *Megastigmus*, dont certains se développent aux dépens de Diptères galligènes, mais dont d'autres sont totalement phytophages et parfois nuisibles, notamment au pin de Douglas, dont ils détruisent les graines. D'après Grassé, les Torymides forment des rassemblements temporaires de sommeil comprenant soit uniquement des mâles, soit uniquement des femelles.

Beaucoup de **Perilampidae**, reconnaissables à leur fort thorax suivi d'un petit abdomen conique, sont hyperparasites et connaissent un premier stade larvaire très particulier, du type « planidium ». La femelle de *Perilampus chrysopae*, l'une des espèces les mieux connues, dépose ses œufs isolément sur les pousses infestées de pucerons; l'éclosion donne de minuscules larves mobiles, au corps large en avant, cuirassé dorsalement et muni sur la face ventrale de courtes soies utilisées pour progresser. Après quelque temps, ce « planidium » se dresse sur son extrémité postérieure et attend le passage d'une larve de chrysope à laquelle il s'accrochera mais dont il attendra la nymphose pour s'en nourrir.

▼ *Femelle d'*Ooencyrtus *pondant dans les œufs disposés en piles d'*Epicampoptera tamsi, *Lépidoptère Drépanide très nuisible aux caféiers en Afrique.*



M. Boulard

Les **Eucharidae**, au thorax encore plus énorme par rapport au reste du corps, évoluent presque de la même façon, mais aux dépens de fourmis. La larve planidiale se laisse transporter par une ouvrière jusqu'au couvain, où elle se laisse tomber; puis elle mue, devient vermiforme et mange un hôte.

Les **Chalcididae**, remarquables à leurs très gros fémurs postérieurs, évoluent en parasites internes de chrysalides ou de pupes diverses, mais la femelle peut pondre dans des amphitryons déjà sollicités, de sorte qu'il y a souvent concurrence entre les progénitures.

Les **Leucopsidae**, proches des précédents, mais grands, au corps comprimé, et dont la tarière est rangée sur la face dorsale de l'abdomen, vivent aux dépens des Hyménoptères supérieurs. La femelle de *Leucopsis gigas* (15 mm), qui possède des coloris de guêpes et plie ses ailes à leur manière, attaque les nids de chalicodomes, venant à bout de la paroi en mortier après quelque trois heures de forage (selon Fabre); le mâle de cette grande espèce est inconnu. *L. affinis* pond dans les cellules aménagées dans le bois par les osmies.

Chez les **Pteromalidae** et les **Fulophidae**, qui sont sans doute les plus polyphages des Chalcidiens, hormis *Pteromalus puparum*, parasite attitré des chenilles de piérides, les femelles se nourrissent principalement sur le receveur des œufs, à partir des blessures faites par la tarière, et soit directement (dans le cas d'une proie libre), soit avec un tube nutritif (proie dans une graine ou en cocon) conformé comme chez les *Habrobracon*.

Les familles suivantes, Aphélinidés, Eucyrtidés, Mymaridés, Trichogrammatidés et Agaonidés, que l'on réunit, d'après la classification de F. Bernard, sous la dénomination de Chalcidiens supérieurs, renferment des « microhyménoptères », dont la taille varie de 0,1 à 3 mm, et qui présentent un dimorphisme sexuel accentué au niveau des antennes (pectinées chez les mâles). Leur reproduction est intense, avec de nombreuses générations annuelles, excepté chez les Mymarides. Ce sont, pour les quatre cinquièmes, des oophages de Rhynchotes et surtout de Lépidoptères, avec une spécificité parasitaire très notable pour beaucoup, ce qui explique qu'un nombre relativement important d'entre eux a été et est utilisé dans la lutte biologique.

Les **Aphelinidae** s'attaquent aux Sternorhynches, les *Coccophagus, Prospaltella, Aphelinus* et *Aspidiophagus* fournissant des auxiliaires précieux pour l'agriculture.

Les **Encyrtidae**, qui constituent probablement la famille la plus vaste des Chalcidiens, jouent un rôle prépondérant comme parasites naturels, en particulier des Lépidoptères; certains *Ooencyrtus* peuvent anéantir 80 % des pontes et les *Copidosoma* jusqu'à 90 %. Dans cette famille, la polyembryonie est extrêmement poussée : Silvestri a rapporté que les *Litomastix*, qui évoluent dans les chenilles de noctuelles, donnent jusqu'à trois mille embryons à partir d'un seul œuf.

Les **Mymaridae**, grêles et allongés, et les **Trichogrammatidae**, plus trapus, comptent les plus petits Insectes : ils avoisinent 1/10 de mm. Leurs ailes antérieures sont frangées et les postérieures fort étroites. Ils parasitent les œufs fraîchement pondus de divers Insectes; les Mymaridae sont monophages et les Trichogrammatidés polyphages; *Trichogramma evanescens*, par exemple, est connu pour attaquer plus de cent cinquante hôtes différents, appartenant à sept ordres d'Insectes. Dans les deux familles existent des espèces parasitant les pontes d'Insectes aquatiques.

Enfin les **Agaonidae** forment un groupe de Chalcidiens singuliers par leur forme et leurs mœurs, dont les faits essentiels ont été exposés par Grandi. La femelle naissante est ailée et munie de pattes aux tibias courts, les premières et troisièmes paires étant très épaisses; le mâle est toujours aptère et ses yeux sont réduits.

Toutes les espèces connues vivent dans les réceptacles floraux des figuiers, dont elles assument la fécondation croisée, leur action étant parfois même nécessaire à la maturation des fruits : ainsi la figue de Smyrne n'est pas consommable si elle n'a pas été visitée par *Blastophaga psenes*. L'Insecte, qui constitue normalement une véritable symbiose avec la plante sauvage, ou caprifiguier, effectue son développement dans les ovaires des fleurs, sur lesquels il provoque la formation de petites cécidies. Les mâles naissent les premiers, explorent la caprifigue qu'ils ne quitteront pas, et fécondent, à travers la paroi

végétale, les femelles encore enfermées dans leur galle. Peu après, la femelle sort de sa logette, puis de la figue, en passant par l'ombilic et en emportant sur elle du pollen qu'elle transmettra à un nouveau réceptacle où elle pénétrera définitivement (perdant d'ailleurs ses ailes) pour pondre. Contrairement aux figues sauvages, les figues cultivées ont des pistils très longs; les femelles de l'Insecte ne peuvent atteindre les ovaires avec leur tarière et y provoquer l'apparition de cécidies : les blastophages donc sont naturellement absents dans les plantations, aussi y suspend-on, ça et là, des chapelets de caprifigues, qui contiennent toujours des centaines de *B. psenes* des deux sexes indispensables à la pollinisation et à l'obtention de figues succulentes. Ce procédé, déjà connu des anciens Grecs et appelé caprification, a été introduit avec succès en Californie au tout début du siècle.

Super-famille des Serphoidea, ou Proctotrypoidea

Les *Serphoidea* ou *Proctotrypoidea* n'ont très généralement pas les antennes coudées et ils sont plus élancés que les Chalcidiens, quoique de taille très voisine (de 0,2 à 9 mm). Chez les femelles l'ovipositeur sort de l'extrémité même de l'abdomen. Tous ces Insectes sont des parasites, surtout internes; des hypermétamorphoses et la polyembryonie sont possibles, mais leur biologie est encore très mal connue. Ils comprennent huit familles dont cinq principales.

Les **Heloridae** sont, à l'état adulte, les plus proches du type hyménoptère, avec leur tête large et leurs ailes bien nervurées renfermant jusqu'à six cellules et un ptérostigma; *Helorus paradoxus*, la seule espèce à avoir été élevée, est endophage du Névroptère *Chrysopa majuscula*.

Les **Calliceratidae**, encore appelés **Ceraphronidae**, ne possèdent que trois nervures aux ailes antérieures; ce sont des hyperparasites de Sternorhynches passant par des larves âgées ou des nymphes d'Aphidiidés et d'Aphélinidés.

Les **Serphidae**, ou **Proctotrypidae**, ont des formes allongées, l'abdomen terminé en tube, la tête cylindrique ou conique avec des antennes moniliformes chez les mâles, et une seule nervure complète aux ailes. Ils vivent aux dépens des larves souterraines de Coléoptères ou de Diptères, parfois de Myriapodes, et souvent, il y a plusieurs larves par hôte, comme c'est le cas pour *Phaenoserphus viator*, qui s'attaque aux Carabides.

Les **Diapriidae**, à l'encontre des familles précédentes, pauvres en espèces, renferment des milliers de formes, surtout parasites de Diptères. Les plus communes sont *Diapria conica*, qui se développe en groupe dans le puparium du ver à queue des éristales, et *Cinetus iridipennis* qui vit dans les Champignons véreux, aux dépens des asticots.

Les **Scelionidae** constituent aussi une famille importante par le nombre et par la diversité des espèces. Leur habitus général et leur nervation alaire rappellent beaucoup les Chalcidiens, mais ils ne présentent pas les reflets métalliques qui font rarement défaut à ces derniers, et leur tégument est strié longitudinalement, au moins sur la base du gastre. Ils parasitent les œufs frais d'Insectes variés, hormis ceux des Hyménoptères et des Diptères autres que les Tabanides; quelques-uns pratiquent la phorésie : ainsi, la femelle de *Mantibaria manticida* perd ses ailes dès qu'elle s'est accrochée à une mante.

Enfin les **Platygasteridae**, plus petits et moins sculptés que les précédents, de couleur noir luisant, sont des destructeurs de Diptères Cécidomyides. L'œuf est pondu dans celui de l'hôte, et le développement présente souvent une polyembryonie faible, donnant rarement plus de vingt individus par œuf. Parfois la fragmentation s'effectue, mais une seule larve subsiste, ayant mangé toutes les autres; c'est le cas chez *Platygaster herrickii*, qui offre ainsi un exemple de cannibalisme.

★ *Groupe des Aculéates*

Les Aculéates, ou porte-aiguillon, sont ainsi nommés parce que les femelles possèdent un aiguillon, ou dard venimeux. De même que la tarière des Térébrants, l'aiguillon provient de la transformation de l'ovipositeur classique des Symphytes. La dissection permet de reconnaître les différentes parties homologues. L'aiguillon des Aculéates ne sert pas à introduire les œufs, mais est utilisé, chez les uns pour paralyser des proies destinées à la ponte ou aux larves, et chez d'autres, comme arme défensive et parfois offensive. A la base du bulbe de l'aiguillon débouchent deux glandes : la glande acide, bifide, longue et renflée d'un volumineux réservoir où s'accumule le venin qu'elle produit, essentiellement constitué d'acide formique, d'apitoxine et d'histamine; la glande alcaline, plus petite, qui émet un liquide visqueux non toxique, lubrifiant les coaptations stylet-lancettes.

Parmi les autres caractères morphologiques marquants des Aculéates, on retiendra : les antennes, composées très rarement de plus de treize articles, l'existence d'un seul trochanter vrai, et des ailes en général bien nervurées.

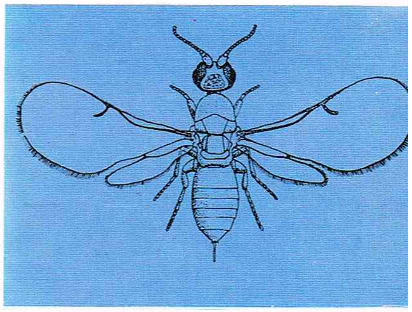
C'est surtout sur le plan éthologique que les Aculéates sont remarquables : pour la plupart ils paralysent des proies que, le plus souvent, ils transportent dans des nids aménagés au préalable dans le sol ou dans le bois, ou bien qu'ils construisent de toutes pièces avec des matériaux divers prélevés dans la nature; en outre, nombre d'entre eux vivent en sociétés bien structurées, durables, et soignent une progéniture incapable de pourvoir elle-même à sa subsistance. Ces sociétés où les individus échangent de la nourriture et des informations, atteignent un niveau psychique parmi les plus élevés qui existent dans le monde animal et n'ont de comparable, en fait, que les sociétés de termites, physiquement inférieurs puisque paurométaboles, mais ayant développé eux aussi une vie sociale très avancée. Les Hyménoptères Aculéates, fort nombreux et de répartition mondiale, comprennent huit super-familles que nous n'aborderons que très schématiquement.

Super-famille des Bethyloidea

Les *Bethyloidea* forment à la suite des Proctotrypoidea un groupe charnière entre les Térébrants et les autres Aculéates : leurs ailes sont très peu nervurées, mais ils possèdent un aiguillon, un faible nombre d'articles antennaires et ce sont des prédateurs. Ils renferment six familles, parmi lesquelles trois principales.

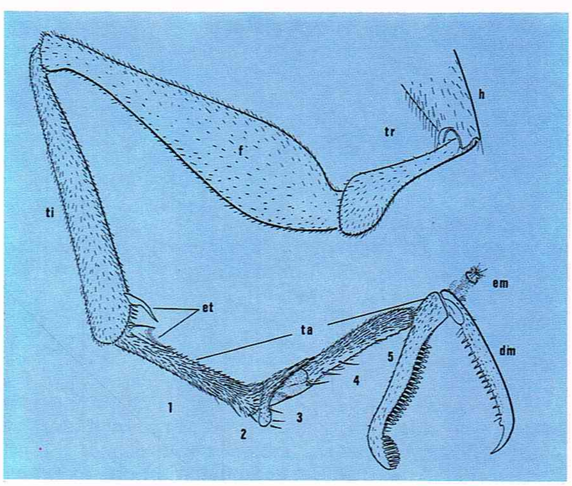
La famille des **Bethylidae** est caractérisée par la forme exceptionnelle de la tête, aplatie et prognathe, rappelant celle des fourmis. La réduction des ailes est fréquente et, chez la femelle, l'aptérisme est de règle pour certaines espèces; les pattes sont rarement épineuses. Leur prédation s'exerce sur les larves de Coléoptères ou de Lépidoptères qu'ils paralysent de plusieurs piqûres faites apparemment au hasard. Les Béthylides ne transportent pas leurs proies. Ils ne construisent pas de nids. Les œufs sont déposés sur l'hôte et les larves évoluent en ectoparasites; leur comportement les rapproche beaucoup des Braconides. Ils sont surtout tropicaux.

La famille des **Dryinidae**, chez qui la tête est hypognathe, se singularise par la possession de pattes antérieures préhensiles, d'un type original. La conformation de ces pattes les oppose à celles d'autres Insectes prédateurs comme les mantes, mantispes, et bélostomes, et les rapproche des pinces des Scorpions ou des Crustacés. Mais contrairement à tous ces Arthropodes, pour lesquels les pattes antérieures, qui servent d'abord à saisir et à maintenir la proie-nourriture, existent, modifiées, dans les deux sexes, la pince des Dryinides est l'apanage des femelles et sert uniquement à la rétention des proies-hôtes pendant la ponte.



I.G.D.A.

▲ *Femelle de* **Blastophaga psenes**, *minuscule Chalcidoïde du groupe phytophage des Agaonidae, « agent » de la fécondation croisée des figuiers.*



G. Hodebert

◀ *Patte préhensile de* **Dryinus tarraconensis** *femelle (dessin original) : h, hanche; tr, trochanter; f, fémur; ti, tibia; et, étrille de l'antenne; 1, 2, 3, 4, 5, articles du tarse (ta), le cinquième formant un mors; em, empodium; dm, doigt mobile (griffe modifiée du prétarse).*



M. Boulard

Super-famille des Scolioidea

Les *Scolioidea* se caractérisent par des pattes robustes, armées de fortes épines et par des hanches intermédiaires très écartées. Il existe huit familles chez lesquelles on rencontre des formes brachyptères, alors que l'aptérisme, assez fréquent, existe dans des groupes entiers. Ce sont tous des prédateurs de larves, principalement de Coléoptères, mais aussi d'autres Aculéates. Fouisseurs efficaces grâce aux fortes épines de leurs pattes, ils creusent le sol pour atteindre leur proie qu'ils piquent et paralysent avant d'y déposer un œuf.

Les **Scoliidae**, à aspect de grosses guêpes au corps trapu, noir, tacheté de jaune et velu, comprennent le plus grand Hyménoptère de France : *Scolia maculata flavifrons* dont le mâle atteint 25 mm et la femelle 40 mm. Commune dans le Midi, cette scolie se reproduit aux dépens d'*Oryctes nasicornis,* dont la larve vit dans le terreau des troncs d'arbres morts. Certaines espèces se sont révélées des auxiliaires précieux pour lutter contre les Scarabéidés aux larves ou vers blancs nuisibles à la canne à sucre et aux cocotiers : ainsi, *S. maniliae* a été introduit des Philippines aux îles Hawaii.

Les **Tiphiidae**, entièrement noirs, mais aux pattes parfois rouges, ont les mêmes mœurs; *Tiphia morio*, très commun en France, s'attaque aux hannetons et *T. popiliovora* du Japon est utilisé aux U.S.A. pour combattre le *Popillia japonica*.

▲ *Larve de Dryinide quittant son hôte* (Hysteropterum flavescens, *Homoptère) mort et tombé sur une feuille. La larve, qui, en ectoparasite, a épuisé l'Homoptère, logeait dans la coque soulevant l'aile et que l'on voit ouverte.*

▶ *Les magnifiques Béthyloïdes Chrysidae aux téguments « métallisés » sont des Aculéates-coucous : ils pondent leurs œufs dans le nid d'autres Aculéates; ici, une femelle de* Stilbum splendidum *en train de pondre dans un nid de pélopée (Hyménoptère Sphégien) dont elle a percé la dure paroi maçonnée avec sa tarière.*



A. Margiocco



Prédateurs et ectophages de jeunes Auchénorhynches, les Dryinides ne déposent qu'un seul œuf par hôte; la larve croît dans un sac formé par les mues successives, mais qu'elle abandonne après la mort de l'Homoptère, pour tisser un cocon sur un support végétal et se nymphoser. *Dryinus tarraconensis*, l'une des rares espèces bien connues (étudiée par Pillault), parasite le plus gros Fulgoroïde de France : *Dictyophora europaea*.

Les **Chrysidae** se reconnaissent à leurs belles couleurs iridescentes, à leur tégument profondément ponctué, et à leur aptitude à ramener l'abdomen sous le thorax lorsqu'elles sont inquiétées. Cet abdomen n'est constitué que de trois urites visibles, les autres formant un tube étroit, télescopé dans le corps et protracté au moment de la ponte. Dans nos régions, les Chrysides se comportent comme des « guêpes-coucous », pondant un œuf dans le nid des Aculéates supérieurs solitaires. Grâce aux observations de Ferton et de Maneval, on sait que la larve se nourrit des provisions animales, ou de son hôte, ne touchant jamais, le cas échéant, aux réserves d'origine végétale; celle de *Chrysis dichora,* par exemple, attend que la larve d'osmie ait consommé miel et pollen et atteint son développement maximal pour l'attaquer. *Hedychrum rutilans* parasite les philantes y compris l'apivore. *Panorpes grandior* recherche les terriers des *Bembex,* et est capable de creuser comme ces derniers; les *Stilbum* s'attaquent aux nids en mortier des eumènes et des pélopées, qu'ils peuvent perforer; enfin, *Chrysis ignita,* l'une des espèces les plus communes en France, est polyphage mais vit surtout d'odynères et d'eumènes.

▶ Scolia flavifrons, *adulte, butinant sur un chardon fleuri. C'est le plus gros Hyménoptère d'Europe; la femelle, ici représentée, mesure 4 cm de long.*

Les **Thynnidae**, limités à l'Australie et au continent sud-américain, présentent un dimorphisme sexuel accusé : le mâle est normal, avec des ailes, des yeux et des ocelles bien développés, alors que la femelle est plus petite, aptère, sans ocelles, et ses yeux sont réduits. Les représentants de cette famille sont terricoles et même souterrains; ils peuvent creuser jusqu'à 1 m de profondeur à la recherche des vers blancs.

Les **Mutillidae** manifestent en général le même dimorphisme sexuel et les femelles ressemblent à des fourmis qui seraient brillamment colorées. Leur dard est très long, et leur piqûre douloureuse mais aux effets passagers. Elles vivent en parasites d'autres Aculéates et de glossines. Un trait curieux de leur biologie tient dans l'accouplement qui s'effectue en vol, le mâle ayant saisi et emporté la femelle entre ses pattes. *Mutilla europaea* est l'hôte des *Bombus*, et *Dasylabris maura* celui des grands Sphécidés, *Sphex* et *Ammophiles*.

Chez les **Methocidae**, la différence entre les sexes est encore plus accentuée : les femelles aptères présentent en outre une grosse tête munie d'antennes courtes, et un étranglement thoracique. Elles s'attaquent aux larves de cicindèles; celles-ci, d'ordinaire si promptes à saisir les Insectes passant à portée de leurs mandibules, ne réagissent pas à la présence des *Methoca* qui les piquent et leur laissent un œuf sans qu'il y ait de lutte. Les mâles des myzines sont connus pour « dormir », les pattes et les mandibules solidement fixées à des plantes diverses.

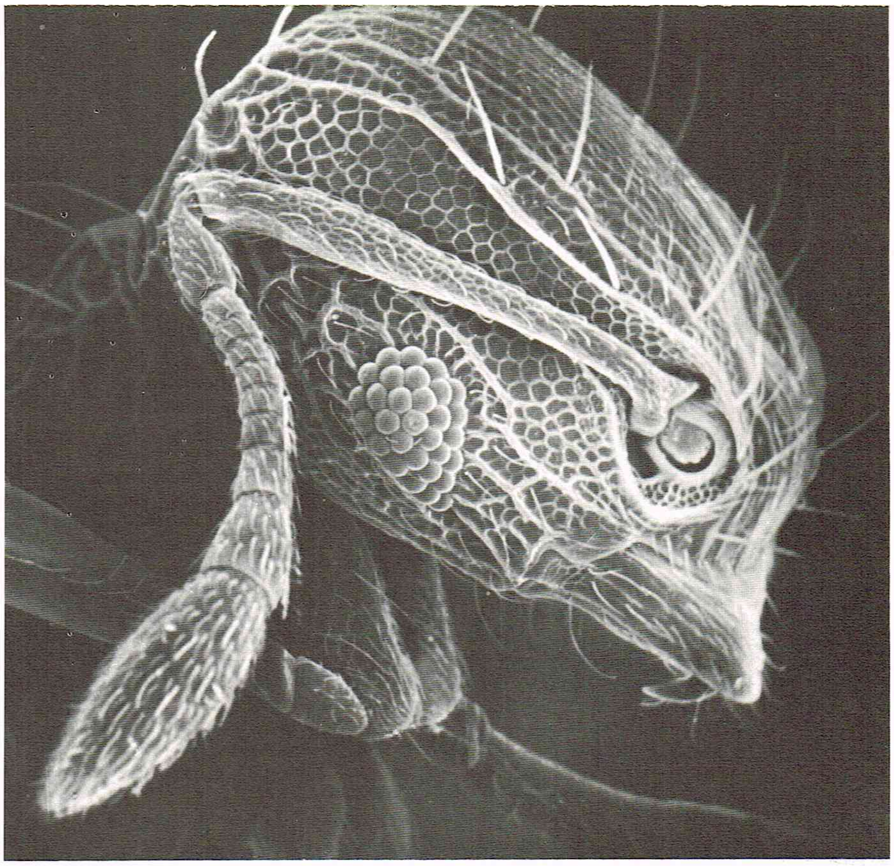
Super-famille des Formicoidea

Les *Formicoidea* constituent une très importante super-famille, comprenant plus de six mille espèces connues qui représentent sans doute le tiers des espèces existantes. Elles ont très probablement une origine commune avec les Methocidae, auxquels elles ressemblent beaucoup. Les traits marquants de leur habitus général sont : des couleurs ternes, uniformes, allant du jaune au noir en passant par toute la gamme des bruns, des antennes de quatre à treize articles, coudées après le scape, qui est fort long, un pétiole de un ou deux segments souvent noueux ou en écaille, un aiguillon normal, atrophié ou nul suivant les cas.

Toutes vivent en société. La fourmilière comprend trois castes : les mâles, les femelles et les ouvrières. Les mâles, grêles, avec une petite tête occupée par des yeux et des ocelles bien développés, sont ailés durant toute leur vie ; mais celle-ci est brève et s'arrête après l'accouplement. Les femelles, plus grosses et plus grandes, également bien pourvues en organes visuels, n'ont d'ailes que pendant les premiers moments de leur vie imaginale; elles les perdent après le vol nuptial. Ce sont les pondeuses, fondatrices, ou reines; leur vie peut atteindre plusieurs dizaines d'années. Les ouvrières, plus petites, toujours aptères et dépourvues d'ocelles, sont normalement stériles ; dans une même espèce il en existe souvent des catégories différentes, petites ou grandes (minor ou major), parfois avec de grosses têtes parallélépipédiques armées de mandibules plus ou moins fortes et presque prognathes (dans le cas des soldats) ou encore avec des abdomens globuleux (nourrices, ou « pots-à-miel »). Les ouvrières assument tous les travaux et la défense de la communauté; leur longévité propre excède rarement six mois.

Les grandes lignes de la vie d'une fourmilière peuvent se résumer comme suit : à certaines époques, tous les habitants s'agitent, courent en tous sens, préparant la sortie des individus sexués qui viennent de se métamorphoser. En grand nombre, ceux-ci quittent le nid pour le vol nuptial au cours duquel les jeunes mâles et les jeunes femelles vont s'apparier. Cependant, la copulation ne s'effectuera que de retour au sol où, d'ailleurs, la femelle peut recevoir plusieurs mâles successivement. S'étant ensuite débarrassée de ses ailes, soit par autotomie, soit en les coupant, la femelle devenue fondatrice recherche un endroit propice (différent suivant le groupe auquel elle appartient) au dépôt des premiers œufs. Pendant plusieurs semaines, la mère est seule; généralement, elle pond et soigne ses œufs sans prendre de nourriture, l'énergie nécessaire provenant principalement des substances protéiques et grasses tirées de la lyse des muscles alaires (comme l'a montré Ch. Janet). Parfois cependant, la fourmi mange quelques-uns de ses œufs et, plus souvent, elle en donne quelques autres aux premières larves. Celles-ci, arrivées à maturité, vont se nymphoser dans un cocon (ou non) et toutes évolueront en ouvrières qui, peu après leur naissance, s'occuperont de la reine, aménageront des chambres pour l'ensemble des œufs et des larves à venir qui constitueront le couvain, et pourvoiront à l'alimentation de tous.

Comme les termites, les fourmis pratiquent l'échange de nourriture trophallactique, de bouche à bouche après des attouchements mutuels des antennes. Les larves produisent, en contrepartie, un liquide buccal dont les ouvrières se montrent avides. Ces échanges sont complétés par le léchage routinier de la reine (acte capital, car l'odeur propre de la reine est insuffisante), des œufs, des larves et des ouvrières entre elles ; c'est par ce moyen que se trouvent communiquées des substances chimiques, ou phéromones, particulières à la communauté, sortes d'informations qui en maintiennent l'unité comme l'ordonnance.



C. Richard



M. Boulard

▲ *En haut, tête de fourmi* (Wasmania auropunctata), *grossie 234 fois, montrant en détail l'antenne et l'œil composé du côté droit ainsi que la surface alvéolaire de la cuticule (cliché microscope à balayage, Laboratoire de géologie du Muséum); en bas,* Oecophylla longinoda, *jeune reine venant de pondre et protégeant ses œufs. Elle est incapable, seule, de construire son nid, et il lui faut attendre la naissance des premières ouvrières.*

M. Boulard



▲ *Dôme d'un nid de la fourmi rouge,* **Formica rufa***; une autre partie du nid se trouve dans le sol.*

La nourriture apportée par les ouvrières est soit d'origine végétale (des feuilles, des fleurs, des graines, des exsudations diverses, des Champignons qu'à l'instar encore des termites, certaines fourmis cultivent), soit d'origine animale : proies variées que les espèces carnassières attaquent, excreta rejetés sous forme de miellat par divers Homoptères, ces derniers étant recherchés principalement par les fourmis évoluées qui constituent avec eux des associations appelées trophobioses. En fait, ces associations, bien que subies par les Homoptères (Cicadelloïdes, pucerons, cochenilles), souvent considérés comme du « bétail », sont à bénéfices réciproques; les fourmis en tirent les éléments essentiels à leur subsistance, et les Rhynchotes se trouvent protégés contre beaucoup de leurs ennemis, que les fourmis empêchent, autant que possible, de s'approcher. De plus, nombre de ces dernières les hébergent directement dans leurs nids aériens (les œcophylles par exemple) ou souterrains (comme font les *Lasius,* les *Pheidoles,* et les *Camponotus*) ou construisent même des abris tout autour (c'est le cas des *Cremastogaster* épigés).

Kloft, à la suite d'études récentes sur les relations fourmis-pucerons, a établi une hypothèse selon laquelle les trophobioses auraient pour origine le réflexe trophallactique, et proviendraient d'une méprise de la part des fourmis, qui confondraient l'arrière d'un puceron avec la tête d'une consœur; de fait, en vue postéro-dorsale, la silhouette abdominale de certains pucerons (ceux qui sont pourvus de cornicules), associée à celle offerte par les pattes arrière que ces Insectes ont l'habitude de lever quand ils sont menacés, notamment lorsqu'une fourmi les touche, évoque un peu une tête myrmécoïde et ses antennes. En outre, ces Homoptères qui aspirent sans cesse de la sève rejettent souvent du miellat, d'où finalement l'idée de la fausse tête dégorgeant de la nourriture à la demande. Mais cette hypothèse de la méprise ne semble pas s'appliquer de façon générale; valable peut-être dans le cas des Aphididés, voire de quelques Biturritiidés (encore que les fourmis ne quémandent pas en faisant toujours face à l'arrière des Homoptères), elle ne l'est guère pour les nombreux autres trophobiontes, en particulier pour les cochenilles et les Membracides. Chez ces derniers, ce sont principalement les larves, incapables de sauter et souvent grégaires, ainsi que les espèces ayant l'habitude, à l'état adulte, de vivre en colonie, qui reçoivent l'attention des fourmis. L'abdomen de ces larves et imagos se termine en un tube conique et tronqué, sans trait myrmécomorphe, et on ne connaît aucun Membracide qui élève les pattes postérieures dans une attitude dont on pourrait dire qu'elles simulent des antennes. Pourtant, les fourmis se comportent avec les Membracides de la même manière qu'avec les pucerons : elles quêtent le miellat que, comme les pucerons d'ailleurs, les Membracides n'émettent pas à chaque sollicitation; dans les « soins dispensés », elles poussent les nouveau-nés trop exposés au soleil vers la face opposée du rameau, les transportant sur des branches ou des plantes moins éprouvées, attaquant les prédateurs et parasites de petite taille mais restant impuissantes face aux gros prédateurs, comme par exemple, lorsqu'une chenille carnassière de



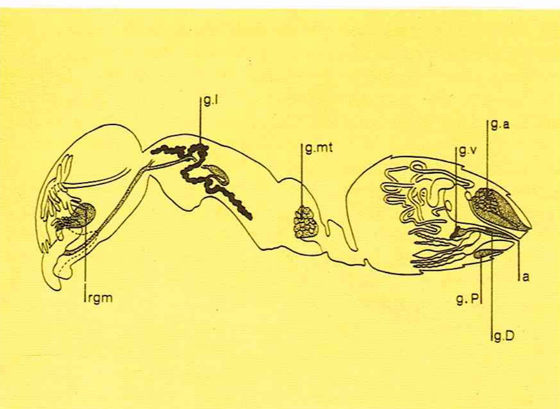
▶ *Beaucoup de fourmis sont friandes du miellat que pissotent les Homoptères et établissent avec eux des relations durables. Ici des Formicidés* **Camponotus** *guettent l'excrétion miellée des larves de Membracides* **Leptocentrus.**

lycène, bien à l'abri sous son manteau tégumentaire garni de poils drus, mange un à un tous les Homoptères d'un « élevage ». Enfin le Membracide, souvent, change de place après avoir « contenté » la fourmi, et l'excrétion peut être rapprochée du jet d'urine qu'émettent les cigales lors d'un envol commandé par la peur.

Outre les trophobiontes, les fourmilières hébergent de nombreux hôtes, dits myrmécophiles; ce sont surtout des Insectes. Ceux-ci peuvent être occasionnels ou permanents et, dans ce dernier cas, ils sont tolérés ou bien recherchés par les fourmis à cause des sécrétions qu'ils produisent; ils constituent alors le groupe des symphiles, représentés le plus souvent par des Coléoptères Staphylinidés, Paussidés, Clavigéridés.

Les fourmis, en majorité terricoles, forment des nids souterrains, comme *Myrmica laevinodis*, ou établissent des constructions cartonnées à la surface du sol, comme *Lasius fuliginosus*, ou bien encore leurs fourmilières sont à la fois sous terre et épigées, comme chez *Cremastogaster auberti* et *Formica rufa*; les espèces arboricoles occupent les cavités naturelles, ou domaties, offertes par les plantes (Promyrmicides), creusent le bois mort sous les écorces *(Dolichoderus quadripuntatus)* ou bâtissent des nids tout en longueur adossés aux troncs ou en boules sur les branches (certaines *Cremastogaster*) ou bien encore utilisent des feuilles qu'elles accolent avec du carton *(Macromischoides aculeatus)* ou qu'elles rapprochent et fixent avec de la soie *(Oecophylla)*. Habituellement, il n'y a qu'une seule femelle par nid mais on connaît aussi beaucoup d'espèces pluri- et même polygynes.

A l'extérieur, les fourmis empruntent des chemins plus ou moins précis autour de la fourmilière et des voies d'exploration, qu'elles marquent de substances odorantes produites par les glandes particulières (glande de Dufour et glande de Pavan) qui débouchent ventralement vers l'apex abdominal. C'est en grande partie grâce à ces marquages que les fourmis retrouvent leurs nids; intervient également, au moins pour certaines espèces héliophiles, ce que Santschi a appelé le « compas lumineux » : l'Insecte en route se trouve sous un angle constant avec la direction du soleil, et au retour, s'efforce de garder un angle identique mais vu de l'œil opposé.



G. Hodebert

◄▼ *Schéma de la localisation de l'équipement glandulaire à sécrétion externe, ou phéromones, chez une ouvrière vue de profil : a, aiguillon; g. a, glandes anales; g. D, glandes de Dufour, et g. P, glandes de Pavan, servent au marquage des pistes; g. l, glande labiale, dont le rôle n'est pas encore connu; g. mt, glandes métapleurales, donnent son odeur caractéristique à la fourmilière; g. v, glande à venin; rgm, glandes mandibulaires et leur réservoir, substance pouvant être attractive ou répulsive selon la dose émise. Les phéromones permettent à ces Insectes de s'informer, d'établir ou de maintenir des relations entre eux.*

La plupart des fourmis chasseresses possèdent un appareil stridulant, qu'elles utilisent sans cesse au cours de leurs déplacements; il est constitué par des stries portées sur la partie antéro-dorsale du gastre que vient frotter une excroissance dure émanant postéro-dorsalement du pétiole.

D'autres glandes, métapleurales, émettent un produit perceptible par les antennes et grâce auquel les individus d'une même fourmilière peuvent se reconnaître; enfin, les glandes mandibulaires sécrètent une substance, dite d'alarme, très volatile qui, à faible dose, attire les ouvrières voisines, mais les fait fuir et s'affoler à plus forte concentration. Il existe aussi des substances inhibitrices des précédentes, ou alléchantes, pouvant être émises par d'autres fourmis et qui permettent l'un des traits bionomiques remarquables chez ces Insectes : l'existence d'un parasitisme social plus ou moins accusé, spécifique et montrant des particularités étonnantes. En effet, certaines espèces, qui ne construisent pas de fourmilière, se font admettre, de cette façon, dans celles d'autres fourmis. Quelques-unes, très petites, s'installent dans un nid, y creusent leurs propres galeries que les fourmis-hôtes, trop grosses, ne peuvent emprunter et se contentent de rapiner; d'autres tuent la reine en place et installent la leur, qui devient celle d'une société mixte, au moins dans les premiers temps car, par la suite, les ouvrières-hôtes disparaissent faute de reproductrice. Chez la fourmi-amazone, répandue dans toute la France quoique peu commune, c'est la jeune reine elle-même qui se charge de la besogne, aux dépens de la fourmi rousse *(Serviformica fusca)*, dont elle prend le nid et les ouvrières; puis celles-ci venant à manquer, ses propres ouvrières, remarquables à leurs mandibules en faux, vont, en longues colonnes, razzier d'autres fourmilières de *fusca* et en ramènent le couvain, qui donnera de nouvelles esclaves. Fait plus étrange, quand des *Wheelerella* s'introduisent dans une fourmilière de *Monomorium*, ce sont ces dernières qui tuent leur propre reine puis s'occupent des intruses avec empressement.

Au point de vue économique, peu de fourmis se révèlent intrinsèquement nuisibles et nous ne retiendrons que les *Messor* ou fourmis moissonneuses et les *Macromischoides* qui sont très venimeuses et par suite fort gênantes, notamment lors de la cueillette du café. Certaines, comme les *Lasius* par exemple, ont un rôle néfaste par l'élevage qu'elles font des Sternorhynches. D'autres, au contraire, s'avèrent très utiles : *Formica rufa* est véritablement « employée » en Europe à la protection des forêts, *Decophylla smaragdina* l'est de même en Chine dans les orangeraies, comme prédateurs d'Insectes défoliateurs.

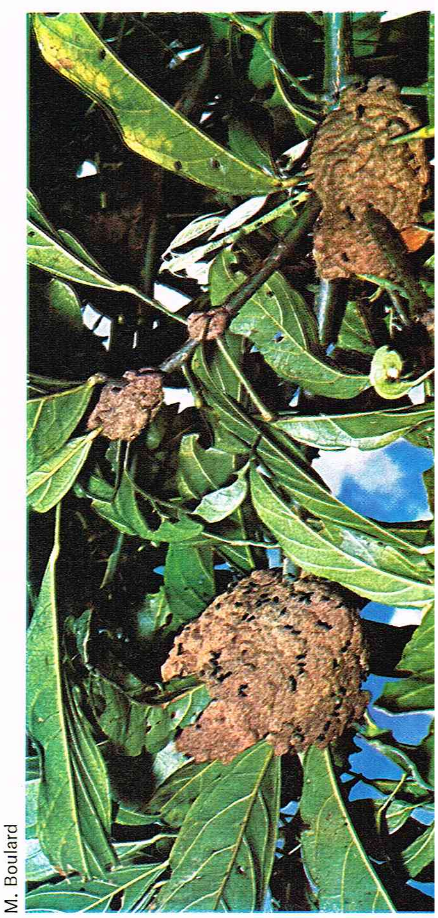
On classe les *Formicoidea* en huit familles, dont six principales.

Celle des **Poneridae** comprend des fourmis de tailles diverses mais souvent grandes ou même très grandes : les ouvrières de *Linoponera grandis*, espèce sud-américaine, atteignent 30 mm de long. Les mandibules puissantes, le pétiole trapu et formé d'un seul segment (exceptionnellement deux chez les *Myrmecia*), l'aiguillon fonctionnel constituent les principales caractéristiques de ces Insectes. Ce sont des chasseresses sortant isolément ou en petits groupes de fourmilières souterraines peu importantes et peuplées, au plus, de quelques centaines d'ouvrières. Celles-ci peuvent devenir reproductrices et il y a souvent plusieurs reines par nid. C'est une famille surtout tropicale dont on citera les fourmis-bouledogues australiennes *(Myrmecia)*, très agressives lorsqu'elles sont nombreuses, donnant des Insectes à leurs larves mais se nourrissant elles-mêmes de matières sucrées; les fourmis-cadavres africaines, comme *Megaponera foetens* et *Paltothyreus tarsatus*, ainsi appelées à cause de l'odeur qu'elles répandent, s'attaquent principalement aux termites.

Les **Dorylidae**, également chasseresses mais nomades (elles ne forment que des nids provisoires), se déplacent en troupes immenses (fourmis-légionnaires) et présentent le polymorphisme le plus important qui soit chez les fourmis : les mâles, ailés, sont énormes, atteignant 4 cm, munis d'yeux et d'ocelles normaux; les femelles, plus petites, aveugles ou pourvues d'yeux réduits, sont aptères ou microptères, leur abdomen est volumineux et distendu, les ouvrières ont des tailles très diverses (entre 2 et 16 mm), les plus grandes dotées des mandibules les plus fortes. Les *Eciton* américaines, les *Dorylus* et les *Anomma* africaines, ces dernières communément appelées « magnans », constituent des colonnes plus ou moins larges (de 3 à 20 cm) mais toujours fort longues (de 500 à 1 000 m) incluant leurs symphiles et encadrées de grandes ouvrières aux mâchoires constamment écartées, imprimant les sols meubles de leur passage, formant des remblais et attaquant tout Animal rencontré. Les *Eciton* sont les mieux connues et ne sont tenues en échec que par quelques autres fourmis *(Atta* et *Azteca)* et par les fourmiliers.

Les **Promyrmicidae**, qui habitent surtout la zone tropicale comme les précédentes, sont essentiellement arboricoles, nichant dans toutes sortes de domaties, d'où elles partent chasser. Leurs larves sont hypocéphales par suite de l'importance du prothorax; ce segment et le premier urite portent ventralement chacun une paire de lobes exsudatoires que les ouvrières viennent lécher. *Viticola tessmanni* est une espèce commune en Afrique centrale, où elle niche dans les tiges creuses des *Vitex*.

▼ *Nids en boules terreuses installés dans le feuillage d'un colatier par des* Cremastogaster *(fourmis* Myrmicidae*).*



M. Boulard



G. Mazza

▲ *Ouvrières et nymphes de la fourmi rouge, Formica rufa.*

Les **Myrmicidae** forment la famille la plus riche en espèces (environ deux mille cinq cents) et dont les adaptations et les comportements sont les plus variés. Deux articles forment le pétiole, et l'aiguillon est le plus souvent fonctionnel. Les larves, primitivement mobiles, deviennent obèses avant de se transformer en nymphe, mais ne font pas de cocon.

En grande majorité, les Myrmicidés sont terricoles, cependant les *Cremastogaster,* comptant parmi les plus évolués, nidifient aussi dans les arbres, mélangeant de la terre à des fragments ou à du carton de bois. Les *Cremastogaster* sont ces fourmis remarquables par leurs facultés de relever leur gastre au-dessus de la tête et de projeter leur venin vers l'avant.

Beaucoup de Myrmicidés, surtout des pays tempérés, comme les *Pheidoles,* les *Tetramorium,* etc., sont omnivores ; cependant, la plupart ont des régimes plus stricts : ainsi, les *Messor*, ou fourmis-moissonneuses, qui coupent les plantes herbacées et prennent les grains qu'elles « engrangent » dans des silos étanches à l'eau, et dont elles empêchent la germination, ont un régime granivore ; les *Atta*, ou fourmis coupeuses de feuilles d'Amérique du Sud, qui cultivent des Champignons sur des bancs de débris de limbes mastiqués et mélangés d'excréments, sont fungivores ; les *Myrmica* et les *Cremastogaster*, qui recherchent le miellat des Homoptères, ainsi que *Paedalgus* et les *Carebara*, prédateurs de termites, sont insectivores. Chez ces dernières, la reine est environ deux mille fois plus grosse que les ouvrières et les jeunes femelles essaiment avec plusieurs de celles-ci accrochées à leurs pattes.

Le groupe renferme des espèces parasites, telles que l'*Anergates atratulus* européenne chez qui la caste ouvrière manque totalement ; la femelle va prendre la place de la reine d'un nid de *Tetramorium caespitum* qui est tuée par ses propres ouvrières dès l'arrivée de l'intruse. La nouvelle société périt avec les dernières ouvrières *caespitum* mais la reine parasite a eu le temps d'assumer une descendance ; cas rare, les mâles d'*Anergates atratulus* naissent aptères et fécondent les jeunes femelles dans le nid.

Dans la petite famille des **Dolichoderidae**, qui compte environ trois cents espèces, le pétiole est court et formé d'un seul segment, l'aiguillon vestigial ; le clypéus s'avance en triangle entre la base des antennes et des glandes anales émettent, quand l'Insecte est inquiété, une sécrétion à odeur de beurre rance. Les larves, impotentes, glabres, à segmentation indistincte et à pièces buccales rudimentaires ou nulles, sont proches de celles des Formicides. Les nids, pour la plupart polygynes, sont établis dans les branches mortes des feuilles *(Dolichoderus)* ou bien dans les terres sablonneuses exposées au soleil *(Tapinoma)*.

Le régime des Dolichodéridés est omnivore, avec une préférence marquée pour le miellat. C'est à cette famille qu'appartiennent les *Azteca* déjà citées et la pullulante fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis,* brun clair, minuscule (2,5 mm), grêle, mais qui devient nuisible en France, chassant les fourmis indigènes, élevant et dispersant des pucerons, pénétrant jusque dans les maisons et s'attaquant aux denrées entreposées. Cette espèce est difficile à détruire, car elle forme des petits nids nombreux et épars.

On doit encore mentionner les *Leptomyrmex* des déserts australiens, dont certaines ouvrières, restant au nid, accumulent dans leur jabot tant de matières sucrées, rapportées par leurs consœurs, que l'abdomen devient parfaitement sphérique. Elles font partie des fourmis « pots-à-miel » ou plérergates recherchées et consommées par l'homme et dont d'autres espèces se trouvent dans la famille des *Formicidae.* Il s'agit des *Melophorus* et des *Myrmecocystus* adaptées également aux climats arides, d'Australie et d'Amérique du Nord respectivement.

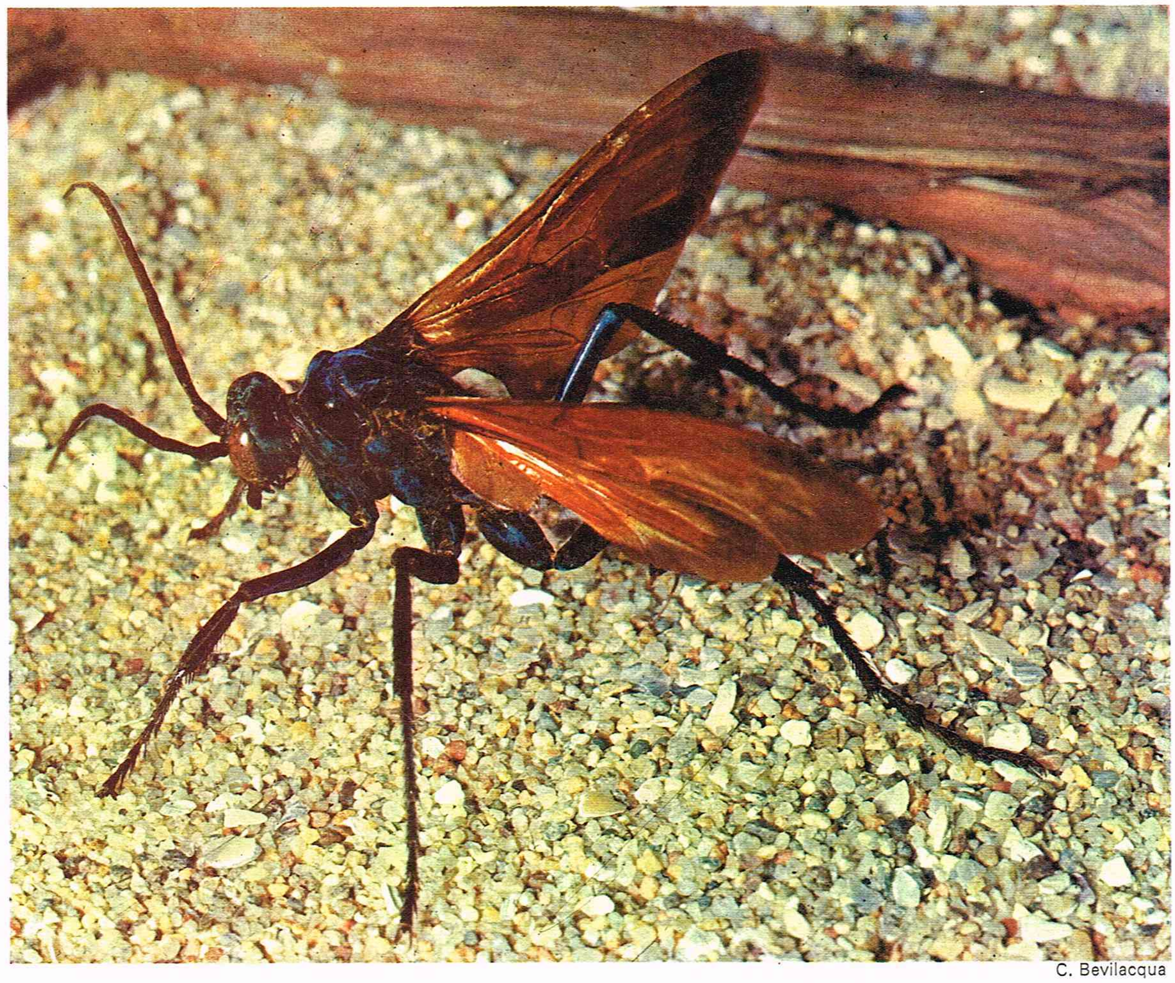
Les **Formicidae**, communes sous les tropiques, sont plus abondantes encore dans les zones tempérées ou froides. Leur pétiole est unisegmenté, elles n'ont plus d'aiguillon mais elles peuvent, en se retournant, projeter des liquides de défense, souvent très riches en acide formique, à plusieurs centimètres de la pointe abdominale. Les larves hypocéphales, à fortes mandibules et au corps bien segmenté, se métamorphosent dans un cocon ; le moment venu, les ouvrières devront ouvrir celui-ci pour que l'imago en puisse sortir. Comptant plus de deux mille deux cents espèces, leurs adaptations restent cependant moins variées que celles des Myrmicides : ainsi, contrairement à ces dernières, elles ne comptent pas de champignonnistes, ni de moissonneuses, et ne présentent pas de parasitisme aussi développé.

Les Formicidés comptent deux sous-familles principales : les *Alloformicinae* et les *Euformicinae*. Les premières, généralement de petite taille, à gros yeux, terricoles et omnivores sont surtout réparties dans le Pacifique austral (quatre espèces européennes seulement) ; c'est parmi elles que se rangent les *Melophorus*. Les secondes, beaucoup plus riches en espèces, comportent trois groupes.

Le groupe des *Camponotus* réunit des fourmis d'assez grande taille, omnivores mais à tendance carnassière et friandes de miellat. Leurs habitudes sont terricoles pour les moins évoluées, arboricoles pour les autres, qui creusent des galeries dans le bois (*C. herculeanus*, qui vit en France) ou même dans les termitières installées sur les branches (*C. vividus*, espèce africaine), tissent des nids soyeux, recouverts *(Polyrhachis)* ou non (nombreux *Camponotus*) de carton grossier, ou font des habitations de feuilles réunies par des points de soie *(Oecophylla)*. Particularité extraordinaire : cette soie est sécrétée uniquement par les larves (glandes labiales) et les ouvrières se servent de ces dernières comme de navettes en les tenant entre leurs mandibules. Les œcophylles, qui utilisent des feuilles sans les détacher, font preuve d'une coordination remarquable pour rapprocher les limbes en formant des chaînes de traction où chaque ouvrière tient la précédente par son pétiole ; puis une ligne d'ouvrières maintient les feuilles bord à bord tandis que d'autres, portant les larves fileuses, en assurent la fixation définitive. Ces fourmis sont capables de morsures dont les effets sont fulgurants.

Le groupe des *Lasius* se compose de petites espèces presque toutes terricoles ou bien logeant dans le bois pourri. Beaucoup élèvent des Sternorhynches radicicoles à l'intérieur même de leurs nids. C'est ici que se placent les *Myrmecocystus* à miel.

Le groupe des *Formica*, dont le type est la fourmi rouge (*F. rufa*), est souvent polygyne et essentiellement insectivore. Sa distribution est holarctique : les petites *Proformica* et les grandes *Catalglyphis* se sont adaptées aux régions les plus sèches, vivant dans des terriers profonds, tandis que les *Formica* affectionnent les climats froids et humides, construisant des fourmilières proches de la surface, sous les pierres ou en dôme. Trois coupes éthologiques sont à distinguer : les *Serviformica*, dont la reine est capable, seule, de fonder une société (en construisant un nid sous les pierres), exemple : *Formica (Serviformica) fusca ;* les *Formica,* chez qui la reine doit être accompagnée d'ouvrières essaimantes pour construire une nouvelle fourmilière en dôme, exemple : *Formica (Formica) rufa ;* les *Raptiformica,* auxquelles on joint ici les *Polyergus,* dont les reines usurpent les fourmilières des premières, soit en respectant la reine légitime, dans le cas de la fourmi esclavagiste *Formica (Raptiformica) sanguinea*, soit en la tuant, dans le cas de la fourmi-amazone *Polyergus rufescens.*



C. Bevilacqua

◀ *Hyménoptère Pompiloïde du genre* **Pepsis** *à la recherche d'une Araignée.*

Super-famille des Pompiloidea

Les *Pompiloidea*, les pompiles, riches de plusieurs milliers d'espèces, constituent une super-famille très homogène, tant sur le plan morphologique qu'éthologique. Ils ressemblent à des guêpes de taille moyenne ou très grande, dont les ailes au repos resteraient écartées, mais ils s'en distinguent surtout par leurs yeux non réniformes et leurs longues antennes; celles-ci, chez la femelle, s'enroulent curieusement en crosse après la mort (mais des Sphégiens présentent aussi cette particularité). Ce sont des chasseurs d'Araignées, exclusivement. Quoique bons volateurs, les pompiles marchent plus qu'ils ne volent, explorant le terrain à pas rapides de leurs longues pattes, les antennes et les ailes sans cesse frémissantes, à la recherche d'une proie que certains vont attaquer jusque dans son repaire. Comme l'a montré Ferton, l'instinct combatif de l'Araignée est inhibé par la présence de l'Hyménoptère qui n'a pas à lutter pour la maîtriser, contrairement à ce que l'on a pu écrire parfois sur ce sujet. Un fait semblable a été noté à propos des larves de cicindelles face aux Méthocides.

En général, les pompiles paralysent ou engourdissent de façon temporaire les Arachnides de deux ou plusieurs coups d'aiguillon, dont un est appliqué dans la région buccale et un autre à travers la membrane intersegmentaire céphalothorax-abdomen. Ils ne déposent jamais qu'un seul œuf sur chaque proie. Terricole, cette dernière peut être abandonnée dans son propre logis; dans d'autres circonstances, elle est entraînée jusqu'à un endroit convenable et enfouie dans un terrier creusé extemporanément par le pompile, mais avec de fréquents arrêts pour, semble-t-il, s'assurer de l'état toujours comateux de la victime; ou bien encore, fait plus rare et caractéristique de la famille des **Macromeridae**, l'Hyménoptère peut couper les pattes de l'Araignée et l'enfermer dans une sorte de tonnelet en terre gâchée, maçonné à l'avance (*Macromeris* tropicaux et *Pseudagenia* européens). Les *Pompiloidea* comprennent trois autres familles.

Les **Pepsidae**, dont les tibias postérieurs sont crénelés en dents de scie chez la femelle, renferment de très grandes espèces : *Cryptochilus annulatus* (30 mm de long), prédateur de la lycose de Narbonne étudié par Fabre et Ferton, et surtout *Pepsis heros*, sud-américain, le plus grand de tous les Hyménoptères avec 5,5 cm de longueur et 10 cm d'envergure, chasseur de mygales.

Les **Pompilidae**, de taille très moyenne (10-25 mm), fort nombreux, ont une rangée d'épines inégales aux tibias postérieurs. Les mieux connus sont l'*Anoplius viaticus*, qu'on peut voir souvent sur les sentiers, courant à la recherche de petites lycoses et pardoses, le *Pompilus plumbeus*, qui fréquente les terrains sablonneux, et l'*Episyron albonotatus*, spécialisé dans la chasse aux épeires, qu'il va déloger de leur toile sans se prendre aux fils visqueux.

Chez les **Homonotidae** le venin n'a qu'une action fugace, permettant tout juste le dépôt de l'œuf. Ces Insectes traquent les mygales dans leurs terriers, dont ils savent très bien ouvrir l'opercule; exemples : *Planiceps fulviventris* et *Pedinaspis crassitarsis*.

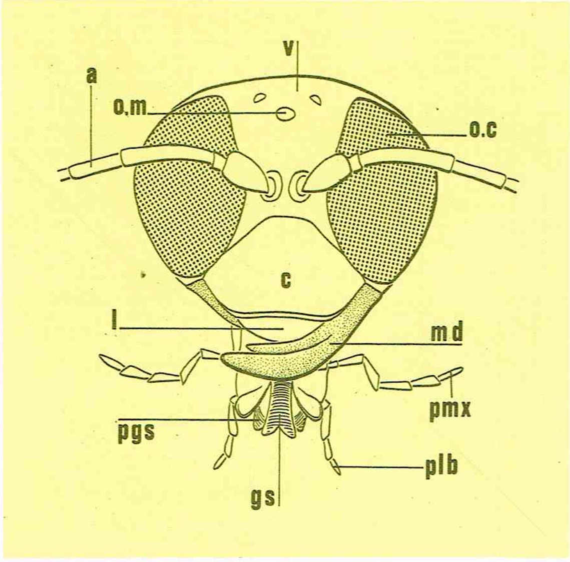
Super-famille des Ceropaloidea

Les *Ceropaloidea* diffèrent des précédents par les yeux légèrement sinueux du côté interne, des antennes non enroulables, ainsi que par la forme terminale du gastre, dont l'aiguillon se trouve dirigé vers le haut. Ils s'en distinguent également par leurs mœurs : ce sont des cleptoparasites, aux dépens d'ailleurs des pompiles. Ils dérobent l'Araignée paralysée par ces derniers, au besoin après lutte, et y déposent un œuf, ce qu'a fait connaître J. Perez. Il s'agit d'un groupe surtout tropical, représenté en France par *Ceropales maculata*.

Super-famille des Sphecoidea

Les *Sphecoidea* ou Sphégiens ressemblent, en général, beaucoup aux pompiles mais s'en distinguent par un caractère constant : les angles latéro-postérieurs du pronotum n'atteignent pas, chez eux, les tegulae (petites écailles recouvrant la base des ailes). Leur taille comme la forme de leur abdomen sont très variées, 2 mm pour certains *Stigmus*, 50 mm pour quelques *Sphex*. Leur

▶ *A gauche, tête, vue de face, d'un Hyménoptère Sphecidae du genre* **Sphecius** *: a, antenne; c, clypeus; gs, glosse; l, labre; md, mandibule; plb, palbe labial; pmx, palpe maxillaire; o. c, œil composé; o. m, ocelle médian; pgs, paraglosse; v, vertex (d'après H.-E. Evans). A droite,* **Ammophila heydeni** *; position caractéristique prise par l'Insecte lors du repos nocturne.*



G. Hodebert



J. Carayon



M. Boulard

▲ **Odynerus (Ancistrocerus) parietum,** *petite guêpe nichant souvent dans les trous des murs; celle-ci est en train de nettoyer ses pattes postérieures par brossage réciproque.*

gastre est sessile chez les philantes et les bembix ou longuement pétiolé chez les ammophiles et les pélopées. Le tégument est glabre, les yeux sont très grands et rarement échancrés, et les mandibules puissantes. Un dimorphisme sexuel existe au niveau des antennes, diversement conformées chez les mâles, et des pattes antérieures souvent munies, chez les femelles, de fortes épines spatulées. Ils volent tous aisément.

Cette super-famille renferme sans doute les prédateurs les plus doués avec certains Vespoïdes, parmi les Hyménoptères, pour la chasse et l'anesthésie des proies. Chaque groupe a une classe déterminée de ces dernières, qu'il chasse à la vue puis à l'odeur, et les Sphecidae, famille type, fournissent les meilleurs exemples de cette spécialisation. En grande majorité, les victimes ne sont pas tuées mais paralysées par un venin neurotoxique injecté à coups d'aiguillon dans les centres nerveux, ce qu'avait bien vu Fabre et dont A. Steiner a précisé les modalités d'application chez *Liris nigra,* prédateur de grillons. L'immobilisation est définitive, mais les fonctions végétatives ne sont pas abolies et les proies restent vivantes durant un temps, plus que nécessaire d'ailleurs au développement de la larve du Sphégien. Les proies sont soit traînées de diverses manières, soit transportées en vol jusqu'à un endroit propice à la nidification ou jusqu'au nid préparé à l'avance. S'il s'agit d'un terrier, l'entrée en est souvent obturée par un petit caillou que l'Insecte dépose avant son départ pour la chasse (ce cas est fréquemment observé chez les ammophiles); les espèces maçonnes ou xylophiles ferment leur nid d'un bouchon de mortier ou de sciure. Tous localisent l'entrée d'après la topographie avoisinante, qu'ils repèrent par un court vol de fixation. L'approvisionnement terminé, le Sphégien pond sur l'une des proies un œuf long et étroit, un peu incurvé, et clôt le nid. Fabre a montré le caractère stéréotypé de ce comportement dont le déroulement, une fois entrepris, n'est pas susceptible d'ajustements.

Comptant un nombre considérable d'espèces, répandus dans le monde entier, les Sphecoidea ont été divisés en onze familles, dont nous n'évoquerons que les principales.

Les **Sphecidae**, de taille toujours très grande (20 à 50 mm) et aimant les régions chaudes, sont représentés par quatre genres nettement séparés à la fois par des traits morphologiques et d'autres éthologiques. Les *Sphex* chassent les Orthoptères et les mantes, qu'ils enfouissent dans des terriers faits avant la première capture, hormis les représentants du sous-genre *Isodontia,* qui sont rubicoles, nichant dans les tiges creuses des roseaux. Leur position de sommeil, uniquement connue pour trois espèces, est prise la tête en bas, les mandibules et les six pattes fixées au support (*Sphex umbrosus* d'Afrique du Sud, *S. albisectus* et *S. lividocinctus* de Provence).

Les *Ammophila* sont également des terrassiers, mais elles ne chassent que les chenilles glabres *(A. heydeni, A. sabulosa)* ou les fausses chenilles *(A. campestris).* Elles se reposent la nuit, dans la position caractéristique. Les *Sceliphron,* appelées communément pélopées, ne s'attaquent qu'aux Araignées, qu'elles entassent dans des nids maçonnés composés de plusieurs cellules plus ou moins parallèles; *S. spirifex* est fréquente en Provence, où elle établit souvent son nid dans les maisons. Le genre *Podium,* exclusivement américain, est spécialisé dans la chasse aux blattes. Les représentants des **Ampulicidae,** petite famille surtout tropicale, s'attaquent aussi aux Blattodea.

Les **Bembicidae**, au corps trapu, vivent souvent en colonies populeuses dans les endroits sablonneux; leurs terriers sont peu profonds et individuels, chaque femelle de *Bembix* approvisionnant ses propres larves. Ces dernières sont nourries au jour le jour, généralement avec des Diptères, ceux-ci de plus en plus gros à mesure qu'elles grandissent. Un seul œuf est déposé par cellule, d'une façon curieuse décrite par Ferton : il est maintenu vertical par trois grains de sable entourant la base.

Les **Stizidae**, également sabulicoles pour la plupart, comprennent les *Stizus*, prédateurs d'Orthoptères, les *Sphecius* et les *Bembecinus*, chasseurs de cigales et d'autres Homoptères.

Les **Philanthidae** à tête large et arrondie, et antennes très courtes, sont des chasseurs d'abeilles ou de Coléoptères. Parmi les mieux connus, citons le philanthe apivore étudié par Fabre, *Philanthus triangulum,* dont la femelle proportionne le nombre des abeilles enfouies avec son œuf au sexe de celui-ci (cinq pour la future femelle, et trois pour le mâle); le *Cerceris rybyensis,* qui s'attaque aux halictes; et le *C. bupresticida,* découvert par L. Dufour.

Les **Larridae**, reconnaissables à leurs ocelles postérieurs situés près du côté interne des yeux, poursuivent les Orthoptéroïdes (les *Larra* les courtilières, les *Tachysphex* les petits criquets et les jeunes mantes), les Hémiptères (c'est le cas des *Astrata*) ou d'autres Hyménoptères (c'est le cas des *Palarus*).

Les **Trypoxylonidae**, aux yeux échancrés et au corps souvent noir, paralysent des Araignées; rubicoles ou maçons; l'espèce *Trypoxylon figulus,* la mieux connue, se rencontre dans toute la France.

Les **Crabronidae** représentés par le seul genre *Crabro* mais comptant de nombreuses espèces, ont des habitudes nidifiantes très variées et des proies fort diverses. Le *C. cribarius* européen, par exemple, niche dans le bois ou le sable et vit aux dépens de Diptères.

Les **Oxybelidae** chassent aussi les Diptères que, curieusement, ils rapportent en vol empalés sur leur aiguillon.

Enfin, les **Nyssonidae** sont remarquables par les agrégats, souvent importants, que forment les mâles lors du repos nocturne, notamment chez l'espèce américaine *Steniolia obliqua* étudiée par H.E. Evans.

Super-famille des Vespoidea

Les *Vespoidea*, guêpes ou Diploptères, s'opposent aux autres Hyménoptères prédateurs par leurs yeux très échancrés du côté interne et leurs ailes antérieures



talus et en prolongent l'entrée d'une sorte de petite cheminée souvent courbée et dirigée vers le bas (ce comportement fut signalé pour la première fois par Réaumur). Le terrier d'*Odynerus (Hoplopus) melanocephalus* est à chambres multiples copieusement approvisionnées avec de nombreuses larves de charançons *Phytonomus*. Toutes ne laissent qu'un seul œuf par chambre ou cellule, fixé au plafond par un court fil fait d'une sécrétion génitale visqueuse qui durcit en séchant.

Les **Vespidae**, ou guêpes au sens strict du terme, sont de taille moyenne à grande (1 à 4 cm); elles n'ont pas de dents aux griffes et vivent toujours en société. Elles construisent, avec des fibres végétales transformées en carton ou en papier, des nids, aériens ou souterrains, appelés « guêpiers » par Réaumur.

Comme chez les fourmis, il existe trois castes : les femelles, les mâles et les ouvrières; par contre, ces castes sont morphologiquement fort voisines, et les sociétés ne durent qu'une année, au moins sous nos climats. Le nid est créé au printemps par une femelle qui, fécondée durant l'automne précédent, a hiverné dans un abri quelconque. Cette fondatrice commence par construire plusieurs cellules plus ou moins hexagonales par contact réciproque, au fond de chacune desquelles elle colle un œuf. L'éclosion a lieu au bout de quelques jours et



M. Boulard



S. Kelner - Pillault

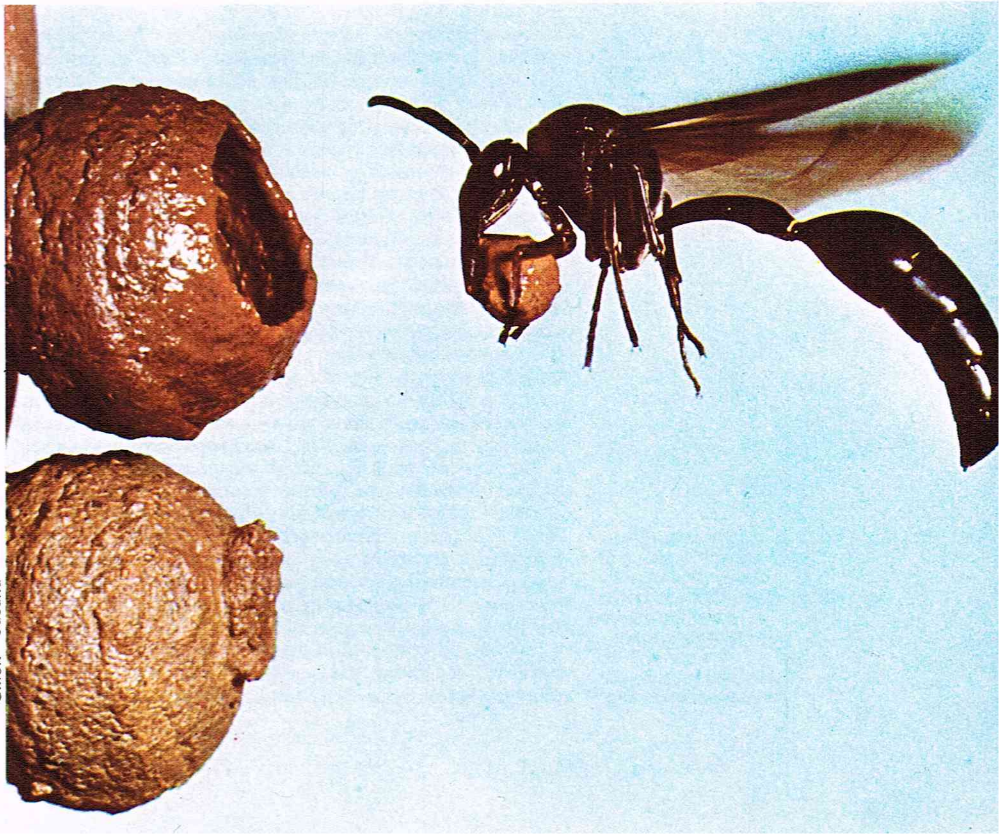
◀ ▼*A gauche, femelle de* **Bembix rostrata**, *de retour au nid avec une grosse volucelle qu'elle maintient sous son corps avec les pattes moyennes, ouvrant son terrier à l'aide de ses pattes antérieures fouisseuses; un mâle suit ses gestes; à droite,* **Philanthus triangulum**, *le philanthe apivore, vit aux dépens des abeilles* **Apis**, *qu'il paralyse à coups précis d'aiguillon, puis enfouit dans son terrier avec l'un de ses œufs; en bas, une guêpe maçonne,* **Afreumenes melanosoma**, *rapportant une charge de boue pour terminer une deuxième cellule en forme de petite amphore ventrue (Afrique tropicale).*

plicatiles. Au repos, celles-ci sont pliées une fois dans le sens longitudinal et disposées à plat au-dessus des postérieures et du corps, à de rares exceptions près. Aucune des espèces n'est brachyptère ou aptère. Les pattes sont très peu épineuses et la première paire n'a pas de peigne. Le tégument, foncièrement jaune ou brunâtre, peut être maculé ou rayé transversalement de coloris variés, où prédomine le noir.

Les Vespoidea comprennent trois familles, voisines par leur morphologie mais éthologiquement très différentes; beaucoup prennent des positions particulières de repos nocturne.

Les **Eumenidae**, identifiables à l'existence d'une dent aux griffes des pattes, vivent isolément et nourrissent leurs larves d'Insectes paralysés, surtout des chenilles, emmagasinées à raison de plusieurs pour chaque larve. Certaines, comme *Rhaphiglossa* et les odynères rubicoles du groupe des *Rhynchium*, nidifient dans les tiges sèches, creuses ou riches en moelle, dans lesquelles elles alignent des logettes séparées par des cloisons en terre; d'autres, comme les *Zethus* exotiques, construisent des nids relativement volumineux avec des lambeaux de feuilles accolés, des débris végétaux mâchés au préalable; beaucoup d'eumènes et d'odynères sont des maçons dont les tendances artistiques sont plus ou moins développées selon les espèces. Les nids sont sans symétrie chez *Eumenes unguiculata* et chez *E. arbustorum* (cette dernière ferme cependant chaque logette avec un caillou scellé de mortier); *E. pomiformis* et *Afreumenes melanosoma* construisent une petite amphore ventrue; quelques odynères *Hoplopus* creusent des terriers au flanc de

Gillon - Jacana



▶ *Guêpier vertical simple de* Rhopalidia *africaines, fixé sur un euphorbe; en haut, deux ouvrières ventilent le nid dont les alvéoles encore ouverts laissent voir des œufs et des larves.*

▶ Polistes gallicus *revenant sur son nid dont on a ouvert les cellules les plus externes pour montrer trois nymphes et un adulte venant d'achever sa métamorphose.*

la mère procède alors à l'alimentation des larves, en leur apportant des Insectes broyés ou réduits en bouillie. Quinze à vingt jours plus tard, les larves sont arrivées à maturité; elles tissent un cocon et effectuent la métamorphose, qui demandera encore une quinzaine de jours. Toutes donneront des ouvrières, qui immédiatement prennent part à la construction du guêpier et à l'alimentation des autres larves, ou couvain, la femelle fondatrice pondant à un rythme alors accéléré.

La société parvient ainsi à un optimum de population, bien entendu différent selon les groupes : quelques centaines d'habitants pour les polistes, dix mille au plus pour les vespines. Au début de l'automne, les mâles et les femelles reproductrices apparaissent, celles-ci un peu plus grosses que les ouvrières, ceux-là ayant des antennes plus longues et le gastre plus cylindrique. Les sexués, qui ne participent à aucun des travaux, sont nourris par les ouvrières; ils s'accouplent dans le nid ou à son voisinage immédiat. La copulation est rapide, de cinq à six secondes chez les polistes, plusieurs minutes chez la guêpe commune.

Dès les premiers froids, les mâles, les ouvrières et la vieille reine périssent progressivement et les dernières larves, nourries par des ouvrières âgées, avortent avant ou pendant la nymphose par suite de troubles trophiques (ce phénomène a été démontré par Deleurance). Les jeunes femelles, fécondées mais dont les ovaires restent très petits, se dispersent à la recherche de cachettes variées et individuelles, tentant parfois d'entrer dans les maisons, où elles hiverneront, recroquevillées sur elles-mêmes, ailes repliées, antennes rabattues.

Après l'hivernage, les gonades se développent, forment les œufs, et les femelles peuvent alors fonder de nouvelles sociétés. Roubaud a montré que, chez les bélonogasters et les polistes, ces sociétés sont souvent pléométropiques : à la première femelle viennent s'associer une seconde, puis une troisième; à d'autres moments, notamment chez les polistes, se produit un phénomène particulier de capture, décrit par Deleurance : des ouvrières provenant d'un nid vieillissant et arrivant au voisinage d'un jeune guêpier en pleine activité, viennent s'y installer définitivement et y travailler, en dépit de quelques réactions hostiles que les hôtes manifestent au début.

Dans de nombreux genres tropicaux, comme *Polybia*, *Epipona*, *Nectarina*, etc., les sociétés sont pérennes et la multiplication peut se faire par essaimage; cependant, ces guêpes restent encore mal connues.

Les guêpiers les plus simples sont ceux des polistes et de certaines rhopalidies exotiques formés d'une seule couche, horizontale pour les premiers, verticale pour les secondes, d'alvéoles ouverts en direction du bas et suspendus par un pédicelle souvent excentré. Les guêpes, les frelons, les polybies, etc., édifient des nids complexes, incluant plusieurs rangées superposées d'alvéoles, régulièrement espacées entre elles par des piliers de carton; de plus, un involucre de forme globuleuse ou allongée, spécifique, fait de papier souvent renforcé d'une pâte soyeuse, préparée avec les vieux cocons nymphaux malaxés et imbibés de salive, entoure ces nids; une ou plusieurs ouvertures appelées *trous d'envol*, parfois plus ou moins tubulées et béantes, se trouvent ménagées à la partie inférieure ou sur le pourtour; l'ensemble du guêpier dépasse quelquefois 50 cm de haut; il est embroché sur une ou plusieurs branches ou bien encore souterrain.

On sait, grâce aux recherches de Weyrauch, que, comme chez les fourmis et les abeilles, quelques espèces ne construisent pas de nid et parasitent ceux d'autres espèces, dont elles tuent la reine : ainsi, *Dolichovespula (Pseudovespula) omissa* sur *D. (Metavespula) silvestris* par exemple; d'autres se contentent simplement d'y vivre en commensales, tels les *Pseudopolistes* qui s'introduisent chez les polistes auxquels ils ressemblent beaucoup.

Quoique le couvain puisse supporter assez bien des écarts importants de température, la température optimale du développement des larves se situe entre 29 °C et 32 °C. Les guêpiers sont thermorégulés par évaporation d'eau régurgitée et ventilation à l'aide de battements alaires rapides pour abaisser la température, ou par les mouvements généraux des Insectes pour élever cette dernière (une guêpe peut ainsi porter sa propre température à un niveau supérieur de 10 °C à celui du milieu ambiant). Dans tous les cas, l'unité des nids et la régulation de leur vie se trouvent, là aussi, assurés par les



M. Boulard



A. Margiocco

échanges trophallactiques bien montrés par Montagner.

Comme les Euménidés, les Vespidés présentent plusieurs types morphologiques, dont les traits les plus apparents se remarquent au niveau du gastre; celui-ci est sessile et tronqué droit à la partie antérieure chez les frelons (comme le *Vespa crabro* européen et le grand *V. magnifica* asiatique) et chez les guêpes proprement dites (*Vespula germanica*, la plus commune, qui nidifie dans des cavités souterraines, *Dolichovespula media*, qui fabrique des nids aériens) ; il est sessile, mais rétréci en avant pour les polistes (*Polistes gallicus, P. biglumis,* etc.) ; il est simplement pédonculé chez les rhopalidies tropicales capables de constructions variées; enfin, il peut être très pétiolé chez les *Belonogaster (B. griseus)*, les *Stenogaster* (*S. depressigaster* des Philippines au nid curieusement torsadé), et chez les *Myschocyttarus labiatus* néotropicaux, dont le nid, constitué seulement de quelques cellules, pend au bout d'un très long pédicelle.

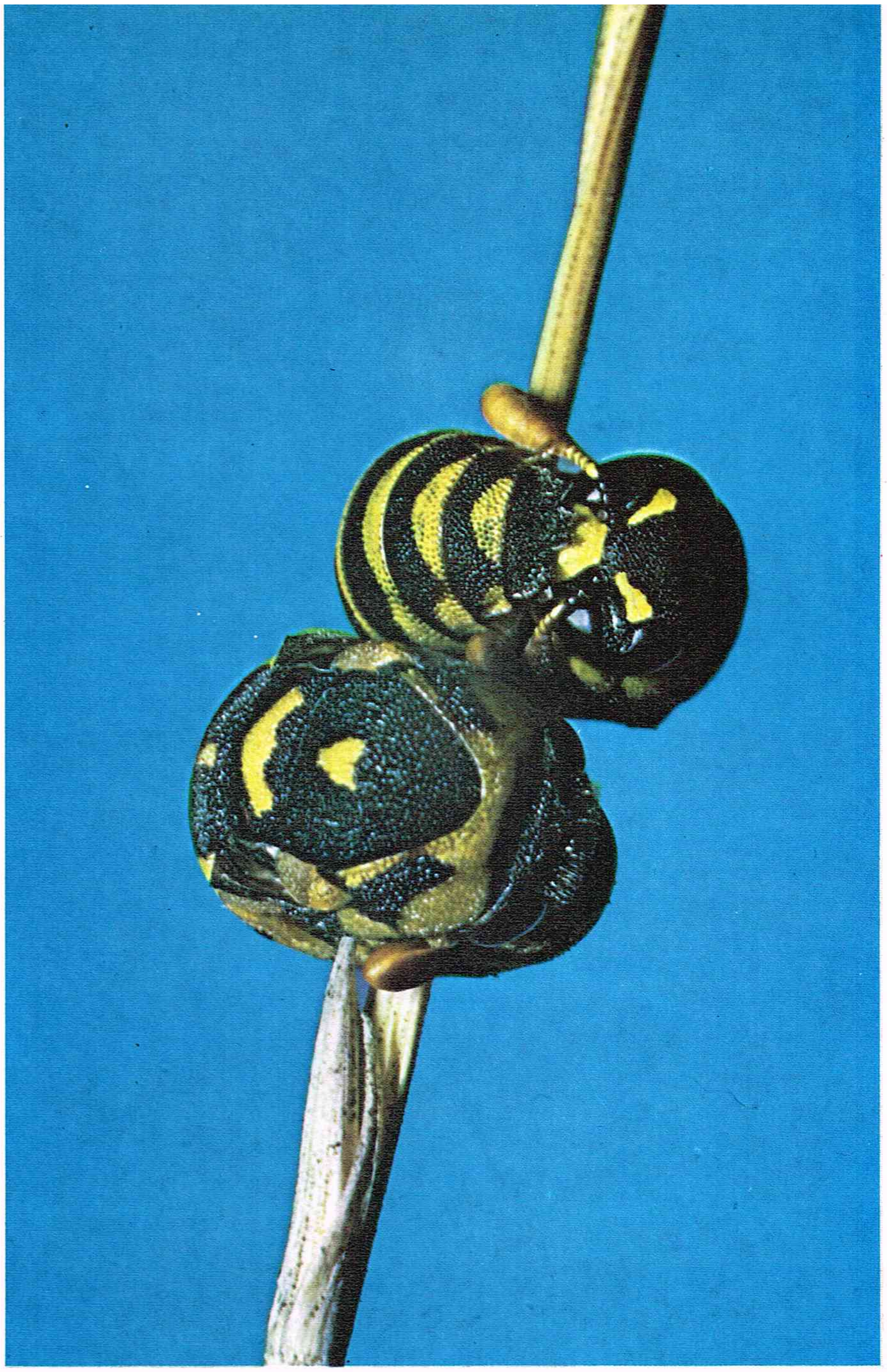
Les **Masaridae**, qui n'ont que deux cellules cubitales aux ailes antérieures (alors qu'il en existe trois chez les autres Vespoïdes) et portent des antennes claviformes, diffèrent de toutes les autres guêpes par leurs habitudes mellifères : anthophiles pour elles-mêmes, elles nourrissent leurs larves principalement avec du miel (l'approvisionnement peut être définitif après dépôt de l'œuf ou au jour le jour, suivant les espèces). Beaucoup font des nids en mortier placés contre les rochers ou le long des tiges, d'autres les enfouissent profondément en terre, l'entrée étant alors surmontée d'une petite cheminée. Enfin, nombre d'entre elles ont, comme les Chrysides, le réflexe de se mettre en boule (et de se laisser tomber) lorsqu'elles sont inquiétées, posture également prise par *Celonites abbreviatus* pour le repos nocturne. Les Masarides affectionnent les climats chauds et secs.

Super-famille des Apoidea

Les *Apoidea*, Mellifères, ou abeilles, sont encore appelés apiaires. Cette dernière super-famille de l'ordre des Hyménoptères réunit un grand nombre d'espèces (plus de deux mille), voisines à bien des égards des Sphécoïdes mais s'en distinguant, au premier abord, par un corps trapu et velu. En outre, l'appareil fouisseur manque aux pattes antérieures (bien que beaucoup d'abeilles nidifient dans des terriers) ; les métatarses postérieurs sont aplatis, et les Apoïdes présentent des traits d'adaptation à la collecte du nectar et du pollen : une langue glossale suceuse, des brosses et une corbeille de récolte (ces derniers organes occupant des places différentes selon les groupes). Les produits floraux constituent la nourriture principale des larves qui ont un régime alimentaire qui diffère ainsi du régime insectivore des larves de Sphégiens. La plupart des abeilles sont solitaires, mais un petit nombre vivent en sociétés. Cette super-famille renferme par ailleurs de nombreuses « espèces-coucous » qui pondent dans les nids d'autres apiaires, recherchés le plus souvent spécifiquement et auxquels elles ne ressemblent pas. Cependant, il existe quelques formes inquilines, tellement semblables à leurs hôtes qu'on les a longtemps confondus; mais ces abeilles n'ont pas d'appareil collecteur de pollen et se font nourrir, elles et leurs larves.

Michener a classé les Apoidea en six familles que, selon F. Bernard et C. Plateau-Quenu, on répartit en abeilles primitives et abeilles supérieures, celles-ci se distinguant de celles-là par le perfectionnement de l'appareil buccal, de plus en plus lécheur-suceur, et par l'instinct nidifiant, de plus en plus compliqué.

Les abeilles primitives possèdent une langue glossale très courte ou courte, des palpes labiaux dont les articles basaux diffèrent peu des autres; leur dernier tergite abdominal présente souvent un petit triangle particulier, le triangle pygidial. Elles butinent lentement sur les fleurs à corolle peu profonde et forment, en terre pour la plupart, des nids à parois le plus souvent nues. Toutes ou presque ont un cycle biologique annuel avec un stade hivernant, et des mœurs solitaires. Cependant, tandis que les femelles restent au nid pour le repos nocturne, les mâles de nombreuses espèces ont l'habitude inexpliquée de se réunir à la tombée du jour, parfois en grand nombre, sur quelques « plantes-dortoirs » où ils passent la nuit, prenant des positions caractéristiques, et où ils reviennent chaque soir occuper la même place. Trois familles composent ce groupe : les *Colletidae*, les *Andrenidae* et les *Halictidae*.



J. Carayon

▲ ***Mâle et femelle de* Celonites abbreviatus *dormant sur un chaume. Ces petites guêpes masarides se roulent de même en boule et se laissent choir au sol lorsqu'elles sont inquiétées.***

Les **Colletidae**, les plus proches de la souche ancestrale des apiaires, ont la langue tronquée ou bifide et les métatarses (ou basitarses) dépourvus de brosses collectrices; celles-ci existent pourtant, plus ou moins rudimentaires, sur les tibias postérieurs. Les Collétidés enduisent les parois de leurs nids avec une sécrétion buccale qui forme une pellicule transparente solide, mais qui reste souple en séchant. Les mieux connues de ces abeilles sont les *Colletes* et les *Hylaeus*, de répartition mondiale et bien représentées en Europe. Les premières, taille moyenne (de 8 à 10 mm), trois aréoles cubitales aux ailes, des anneaux clairs à l'abdomen, portent des houppes de poils sur les fémurs et les trochanters. Elles creusent, dans les sols meubles, des galeries profondes menant à des cellules soit emboîtées, soit largement séparées. Chaque cellule reçoit une abondante provision de nectar et de pollen ou « pain d'abeille » puis un œuf, généralement fixé à la paroi (chez les *Scrapter* sud-africains, il est simplement déposé sur la pâtée). Les secondes, plus petites, ont un corps luisant presque glabre, des ailes à deux aréoles cubitales; elles forment leurs nids dans des tiges creuses, du bois mort ou même dans la terre, utilisant le plus souvent les trous creusés par d'autres Insectes.

Les **Andrenidae** ont, pour la plupart, une langue courte et aiguë, des appareils collecteurs de pollen variés comprenant les brosses tibio-métatarsales postérieures, de longs poils courbes sur toutes les pattes, ainsi que, dans certains cas, une frange anale de poils serrés. Les mâles ont souvent une tête et des mandibules énormes, un corps grêle et une teinte différente de celle des femelles.

Les andrènes sont surtout printanières, certaines naissant même dans la période d'épanouissement des fleurs des plantes à chatons. Recherchant le sable ou la terre, elles creusent des nids en général formés d'un canal conduisant à un bouquet de logettes, mais laissent les parois nues. Les nids se trouvent groupés en bourgade; chaque andrène peut en construire plusieurs que, d'une manière très générale, elle est seule à approvisionner. Cependant, chez quelques espèces on assiste à des manifestations d'une vie sociale rudimentaire : d'après Michener et Rettenmeyer, deux femelles d'*Andrena erythronii* ont parfois une seule entrée pour leurs terriers respectifs; Perkins a vu plusieurs femelles d'*A. bucephala* amasser du pollen dans un même nid.

Enfin, ce groupe comprend une sous-famille de parasites, les *Nomadinae*, réunissant des abeilles vivement colorées, vespiformes, vivant aux dépens d'autres abeilles.

Les **Halictidae** ont une langue, repliable en arrière au repos, qui leur permet de butiner des fleurs profondes comme celles des Composées et des Éricacées. Elles ressemblent aux andrènes, mais sont souvent plus petites (de 3 à 13 mm); elles creusent des terriers à couloir vertical ou subvertical, partant d'un sol horizontal.

L'appareil collecteur de pollen est constitué principalement d'une brosse tibiale chez les *Halictinae*, tibio-métatarsale chez les *Nomiinae* et les *Dufourinae*, dont certains représentants ont, en outre, des poils collecteurs sur tout le corps et notamment sur les sternites abdominaux (*Systropha* australiens).

La sous-famille des *Halictinae* présente un grand intérêt biologique car elle renferme, à côté d'espèces strictement solitaires et dont les individus, foncièrement agressifs les uns à l'égard des autres, ne peuvent cohabiter, des espèces sociales manifestant une parfaite tolérance réciproque, voire une interattraction réelle. Parmi ces dernières, on distingue avec C. Plateau-Quenu des sociétés primitives et des sociétés plus évoluées. Les sociétés primitives sont celles constituées, entre autres, par les *Halictus ligatus* et *scabiosae*, dont la femelle fondatrice pond continuellement pendant toute la belle saison, mais peut être remplacée par une ou plusieurs de ses filles, successivement. Les autres femelles filles sont des ouvrières qui diffèrent peu des pondeuses; les mâles apparaissent au cours de l'été. Dans les sociétés plus évoluées, le couvain est produit de façon périodique par une seule fondatrice, qui vit tout l'été. En grande majorité, ces espèces ont deux couvains, l'un printanier et le second estival. Du premier naissent des femelles généralement plus petites que la mère, qui agrandissent le nid et approvisionnent les nouvelles cellules dans lesquelles la fondatrice va pondre. Du second couvain éclosent, à l'automne, des mâles et de futures fondatrices. La copulation a lieu, le plus souvent, sur les fleurs où les femelles vont se nourrir. Les mâles meurent peu après, mais les femelles hivernent généralement dans le nid natal et fonderont de nouvelles sociétés au printemps suivant. Le caractère saisonnier des sociétés d'Halictinés ne semble pas obligatoire et Batra a montré qu'il dépend avant tout du climat.

Grâce aux recherches récentes de C. Plateau-Quenu, on connaît une espèce qui est pérenne : *Evylaeus marginatus*, assez commune au sud de la Loire. La fondatrice vit de cinq à six ans dans un même nid, d'où elle ne sort plus à partir de la deuxième année, accompagnée de ses ouvrières filles; les mâles et les femelles fécondables n'apparaissent qu'au cours des deux dernières années. Aucun échange trophallactique n'a pu être décelé dans cette société matrifiliale, ce qui oppose cette remarquable abeille aux autres Insectes sociaux.

Les abeilles supérieures comprennent aussi trois familles, les *Melittidae*, les *Megachilidae* et les *Apidae*. Elles se distinguent des abeilles primitives par leur longue langue glossale, leurs palpes labiaux dont les articles basaux, aplatis, diffèrent des autres; l'abdomen ne montre généralement pas de triangle pygidial. Elles butinent rapidement sur toutes fleurs et construisent des nids aménagés ou construits avec des sécrétions particulières ou bien des matériaux pris dans la nature. Leur cycle biologique est le plus souvent annuel. La plupart ont des mœurs solitaires, mais un petit nombre d'espèces constituent des sociétés hautement organisées; cependant la complexité du comportement est aussi élevée chez les unes et chez les autres, du même niveau que chez les guêpes solitaires ou sociales, et parfois supérieure.

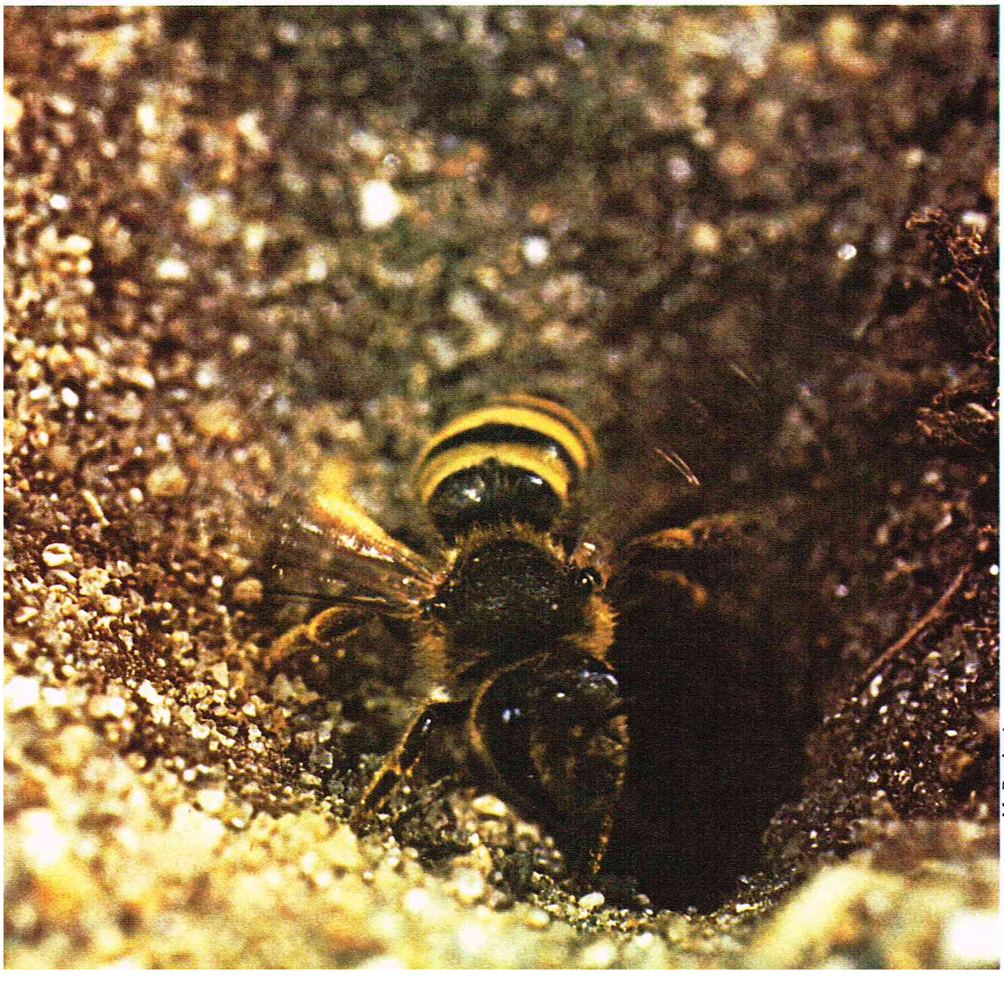
Dans la petite famille des **Melittidae,** qui ne compte guère plus de soixante espèces, se trouvent réunis des caractères d'abeilles primitives, tels que le faciès rappelant celui des andrènes, le triangle pygidial, le nid simple et profond en terre, et des traits plus évolués, comme la longue langue, les palpes et les brosses bien limitées à la face externe des pattes, qui caractérisent les abeilles supérieures. Ils se divisent en deux genres principaux : *Melitta*, dont les femelles tapissent leurs terriers d'une sécrétion buccale, et *Dasypoda* avec, notamment, *D. hirtipes*, espèce européenne bien connue pour répartir en dunes ses déblais devant l'entrée de son terrier. Ces abeilles entassent tant de pollen sur leurs pattes que leur poids peut en être augmenté de moitié.

Les **Megachilidae**, quant à eux, récoltent le pollen de façon originale, au moyen d'une brosse qui garnit toute la face ventrale de l'abdomen. Cette famille est, en outre, caractérisée par la silhouette trapue, et la présence de seulement deux cellules cubitales aux ailes. Ils sont excellents volateurs, rapides et capables de surplace. Par leur comportement, ils se situent au point le plus avancé de l'évolution des abeilles solitaires.

L'essentiel de nos connaissances à leur égard est dû à Fabre, Perez, Ferton et Grandi, qui ont étudié les espèces méditerranéennes. Ces abeilles peuvent être fouisseuses, rubicoles, maçonnes, et certaines sont même conchylophiles, nidifiant dans les vieilles coquilles d'escargots. Leurs activités de construction et d'approvisionnement du nid fournissent, à l'égal d'ailleurs des Sphécoïdes, l'un des exemples les plus remarquables de l'instinct nidificateur comprenant la succession irréversible de comportements très minutieux où chaque opération commande la suivante.

C'est à ce groupe qu'appartiennent les abeilles coupeuses de feuilles ou de fleurs, dont on peut résumer le cycle des occupations comme il suit. L'abeille recherche d'abord un site convenable pour son nid et lui donne la forme d'une longue galerie; puis elle va découper, à l'aide de ses mandibules, des morceaux de feuilles ou de fleurs qu'elle roule ou non en boulette et rapporte au nid; là, les fragments sont déplissés et soigneusement étalés sur les parois après que le premier, parfaitement circulaire, a été disposé au fond du terrier. L'Insecte, ensuite, emmagasine un mélange de miel et de pollen (pain d'abeille) dans la première partie du nid, pond un œuf

▼ *Abeille primitive du genre* **Halictus** **(H. scabiosae)** *quittant son terrier creusé en terre très sableuse.*



M. Boulard



M. Boulard

▲ *Les Melittidae du genre* **Dasypoda** *sont caractérisés par des tibias garnis de très longs poils leur permettant de collecter de grosses quantités de pollen ; ici* **Dasypoda hirtipes,** *en vue ventrale.*

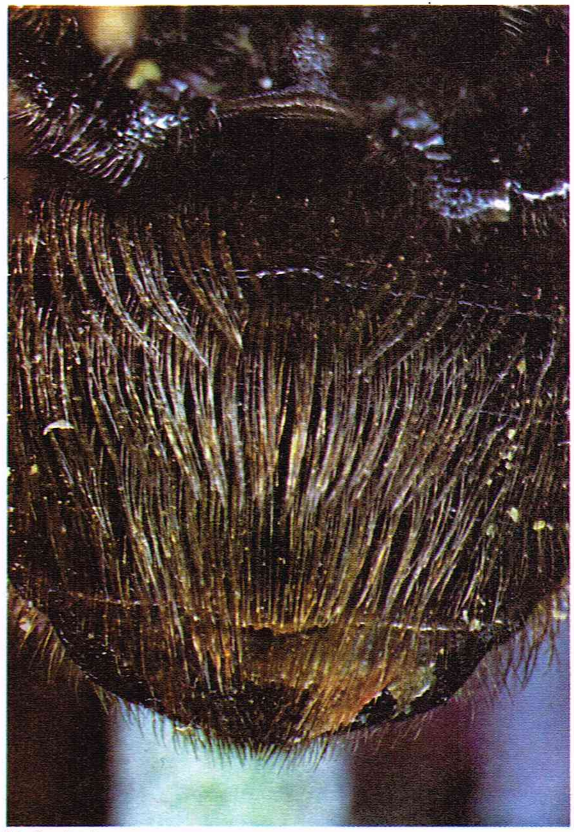
et isole le tout en une logette à l'aide de quelques autres morceaux de feuilles. La succession de ces actes est reprise jusqu'à ce que le nid soit plein, entièrement compartimenté en logettes dans chacune desquelles un nouveau Megachilidae se développera.

Fabre puis Ferton ont montré que, dans cet instinct nidificateur, seule la mémoire de l'acte antérieur compte : si le travail est partiellement détruit, la mégachile continue la séquence en cours comme si rien n'était arrivé.

Joseph et Carayon ont noté que, chez plusieurs espèces, la nuit, la femelle, de même que le mâle, peut dormir la tête en bas et souvent fixée par les mandibules seules.

Le cycle est annuel avec un stade hivernant, généralement celui de l'imago qui est encore dans son cocon. Par suite de la disposition linéaire des cellules, et de l'incapacité des adultes à perforer, ceux-ci sortiront dans l'ordre inverse de la ponte, les plus rapprochés de l'ouverture devant sortir les premiers pour livrer passage aux suivants. C'est cette particularité qui a permis à Fabre d'établir expérimentalement la règle de Dzierzon, suivant laquelle l'abeille peut, à volonté, donner naissance à des mâles ou à des femelles : pour toute série de cellules constituées par une osmie amenée à nidifier successivement dans des fragments de roseaux ou dans des tubes de verre, des derniers œufs pondus naissent toujours des mâles, qui sortent en premier, tandis que les autres œufs donnent invariablement des femelles.

Ces observations, ainsi que d'autres tout aussi édifiantes conduites avec des osmies et des anthidies conchylophiles, ont montré que, chez les Megachilidae, pour reprendre l'expression de Fabre, « le sexe de l'œuf est à la disposition de la mère ». Par la suite, de nouvelles expériences et des recherches anato-histologiques devaient démontrer que ceci était valable pour tous les Hyménoptères. Rappelons ici que certaines femelles de ces Insectes savent reconnaître le sexe de leurs larves, ce



M. Boulard

◀ *Face ventrale d'une anthidie mettant en évidence la brosse collectrice de pollen, spéciale aux Megachilidae.*



M. Boulard

▲ *Certaines chalicodomes adossent leurs nids à des pierres, d'autres comme* **Megachile (Chalicodoma) sicula** *l'installent sur des branchettes. Des logettes du nid de ce dernier ont été ouvertes : l'une contient une nymphe de* **sicula**, *et de l'autre sortent des* **Monodontomerus**, *Chalcidiens Torymides parasites des chalicodomes.*

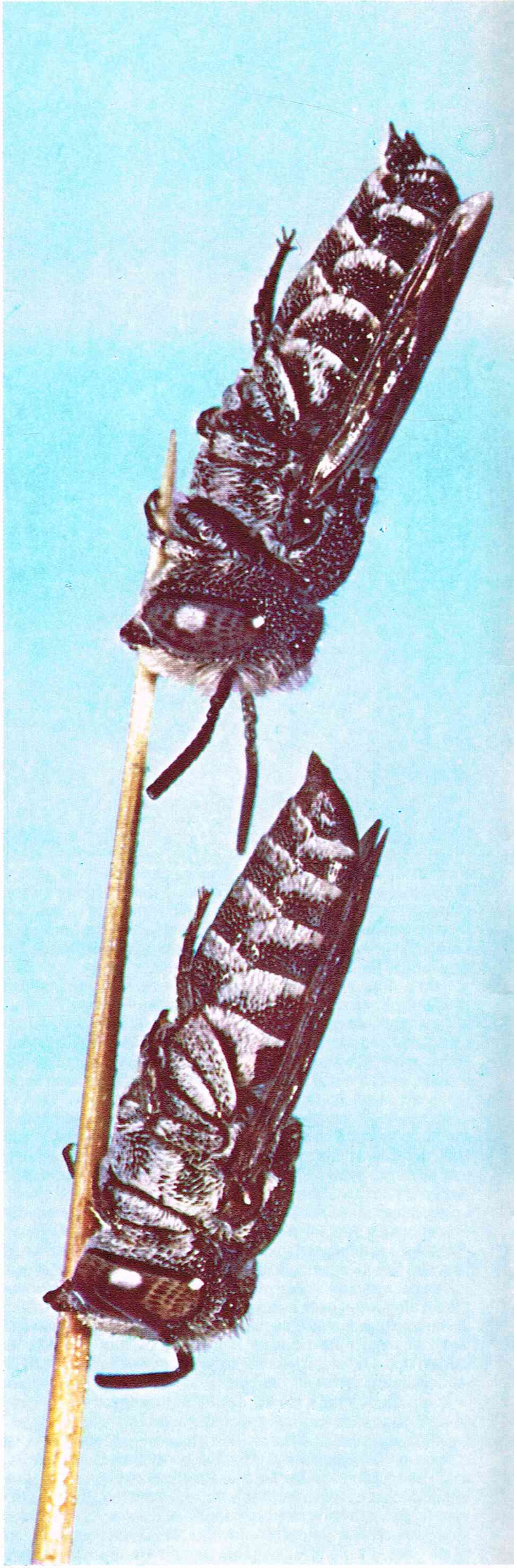
que Fabre a également établi, en mettant en évidence l'approvisionnement quantitatif différent pour les mâles et les femelles chez le philanthe apivore.

Au stade actuel de nos connaissances (les formes tropicales et australes sont encore très mal connues), cinq genres importants constituent la partie principale de la famille : *Megachile*, *Osmia*, *Anthidium*, *Lithurgus* et *Serapista*, auxquels s'ajoutent quatre genres parasites : *Coelioxys*, *Dioxys*, *Perezia* et *Stelis*. Les mégachiles sont d'assez grande taille (de 11 à 18 mm), toujours de teinte uniforme, et sans dessins. La plupart nichent sous terre, comme on l'a exposé précédemment, mais selon des modalités spécifiques ; certaines, cependant, appelées chalicodomes ou abeilles maçonnes, édifient sur les murs, les branchettes ou les plantes basses des nids compacts plus ou moins globuleux, en mortier très dur. De tous les Hyménoptères maçons, ce sont elles qui obtiennent le ciment le plus solide ; seul *Leucopsis gigas* peut le perforer pour y pondre, mais les autres parasites, nombreux, agissent pendant la construction.

Légèrement plus petites que les précédentes (de 8 à 15 mm), les osmies sont des abeilles noires ou rousses. Elles établissent ou construisent leurs nids dans des endroits fort divers et selon des méthodes très variées : elles les creusent au flanc des talus, ou dans le sol, utilisent les anfractuosités des roches, les coquilles, les tiges creuses, etc.

Proches des osmies, la *Perezia* noire, et les *Coelioxys*, pourvues d'une grosse tête, d'un abdomen conique et revêtant des teintes diverses, butinent pour leur propre compte et ne nidifient pas, se contentant de pondre dans les nids d'autres abeilles, comme les anthophores et surtout les mégachiles.

Les *Anthidium* (ou anthidies) ont un *habitus* plus caractéristique : tête et thorax noirs ou ferrugineux, abdomen portant des taches jaunes ou rousses disposées



J. Carayon

▶ *De nombreux Mégachilides « dorment » la tête en bas, seulement fixés par les mandibules ; ici, un mâle et une femelle de* **Coelioxys ruficaudata**.

par paires sur chaque tergite; le corps est en outre relativement trapu et peu velu. Avec Fabre et Pérez on reconnaît deux groupes : les cotonniers et les résiniers; les premiers ont des mandibules denticulées, qui leur permettent de carder les plantes dans leur recherche des poils végétaux dont ils font leur nid; les seconds possèdent des mandibules simplement sinuées; ils tapissent et obturent leurs cellules avec de la résine prise sur les Conifères.

Suivant les espèces, les nids ont des emplacements aussi variés que chez les osmies, mais sont souvent groupés en bourgades. Les *Stelis*, abeilles-coucous proches des anthidies, parasitent ces dernières ainsi que d'autres Mégachilidés. Voisines des *Stelis*, les *Serapista* australes méritent d'être mentionnées en raison de leurs volumineuses constructions (30 cm de diamètre), faites de fibres végétales entremêlées, contenant de nombreuses logettes et fixées aux branches.

Les *Lithurgus* creusent des galeries digitiformes dans le bois et, au moins chez *L. fuscipennis*, pondent plusieurs œufs sur le même pain d'abeille, que les larves consomment de concert. Ce trait exceptionnel, parfois interprété comme un début de socialisation, ne se retrouve que chez les *Xylocopinae* et les *Bombinae*, abeilles qui appartiennent à la famille des Apidae.

Les **Apidae** ont une très longue langue cylindrique et, généralement, trois cellules cubitales aux ailes antérieures; leur vol est rapide et souvent bruyant. Selon leur biologie, on les sépare en Apidae inférieurs et Apidae supérieurs.

Les *Apidae inférieurs* sont solitaires pour la plupart, et n'utilisent pas de cire pour construire leur nid; en outre, leurs palpes maxillaires se composent de plusieurs articles. Il s'agit des *Anthophorinae*, des *Xylocopinae* et des *Euglossinae*.

Les *Anthophorinae* sont de grosses abeilles noirâtres et très velues, dont les femelles présentent encore le triangle pygidial. Elles nichent presque toutes dans les talus ensoleillés et revêtent les parois de leurs terriers d'argile triturée. Elles comprennent trois genres travailleurs et deux genres parasites. L'espèce la mieux connue, *Anthophora parietina*, a la curieuse habitude de disposer ses déblais en une cheminée coudée vers le bas, puis, une fois le nid terminé et les logettes approvisionnées et ovigérées, de se servir des matériaux de cette cheminée pour boucher l'entrée du terrier.

Les *Xylocopinae*, remarquables par leur couleur bleu sombre plus ou moins violacé, leur abdomen glabre et leurs fortes mandibules aiguës, sont les « abeilles charpentières ». Elles creusent, dans le bois parfaitement sec, des galeries allongées au fond desquelles elles disposent successivement dix à quinze cellules, séparées par des cloisons de sciure agglutinée avec de la salive. Chaque cellule contient un bloc de pollen et une larve; la nymphose se fait sans cocon; il y a une génération annuelle et l'hivernation a lieu à l'état adulte. Les xylocopes comptent les plus grosses abeilles, *Xylocopa violacea* atteint 25 mm de long, et certaines espèces exotiques dépassent 30 mm. Chez ces dernières, on note souvent une hétérochromie sexuelle, les mâles ayant des teintes jaunes. Les *Ceratina* ressemblent à des xylocopes en miniature (de 3 à 13 mm) et sont pourvues de mandibules moins fortes; elles nidifient dans les tiges à moelle. Les *Allopape*, propres à l'Afrique du Sud, procèdent de la même manière, mais sans former de cellules individuelles, de sorte que les larves occupent ensemble l'espace du nid. Les espèces de ce genre sont fort intéressantes à étudier quant à l'origine des sociétés d'abeilles : la mère approvisionne ses larves au jour le jour, puis les premières femelles écloses aident la fondatrice (qui continue de pondre) à ravitailler un couvain composé finalement d'individus de tous âges.

Enfin, les gros *Euglossinae*, uniquement néo-tropicaux, ont, avec leurs bandes annelées de poils colorés, des allures de bourdons. Les nids d'*Euglossa nigrita* sont réunis en des masses globuleuses, les femelles travaillant indépendamment tout en utilisant une entrée commune. Cette espèce nidifie dans la terre, d'autres recherchent les arbres creux.

Les *Apidae supérieurs* sont tous sociaux et produisent de la cire grâce à des glandes abdominales particulières. Ils comprennent les *Bombinae (ou bourdons)*, les *Meliponinae* (ou mélipones) et les *Apinae* (ou abeilles au sens strict), trois sous-familles dont les traits morphologiques les plus intéressants sont les suivants : palpes



M. Boulard

▲ ***Les petites cératines appartiennent à la même famille que les Xylocopinae qui comptent les grosses abeilles; ici* Ceratina cyanea.**

▼ ***Les vieilles tiges de roseaux sont recherchées par les osmies pour y nidifier; ici, logettes d'*Osmia parvula *contenant des cocons (ceux du bas ont été ouverts pour montrer les nymphes).***



J. Carayon



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Reine d'Apis mellifica entourée de nombreuses ouvrières.*

maxillaires nuls ou constitués d'un seul article, tibias postérieurs modifiés en corbeille, longue et large dépression sur la face externe entourée de longs poils courbés, pince à cire formée par l'articulation tibio-tarsienne, basitarses postérieurs portant une large brosse sur leur face interne.

La différenciation de ces Insectes est relativement récente comme l'ont montré les recherches de S. Kelner-Pillault sur les abeilles fossiles de l'Éocène et du Miocène, celles du Miocène étant nettement plus proches des espèces actuelles.

Les Apidae supérieurs vivent en sociétés poly- ou monogynes, le plus souvent pérennes, qui comprennent les trois castes habituelles : reines, ouvrières et mâles. Ces derniers, chez les bourdons et les abeilles, ne travaillent pas, suivant en cela une règle très générale pour les Aculéates, règle qui ne souffre d'exception que dans ce groupe des abeilles supérieures, précisément avec les mélipones. Le nid est principalement l'œuvre des ouvrières, qui construisent des rayons de cellules non seulement pour abriter le couvain, mais aussi pour mettre en réserve du miel et du pollen ; c'est là un comportement caractéristique qui oppose, sur ce plan, les Apides aux Vespoïdes sociaux comme aux abeilles primitives. Enfin, hormis les bourdons, les Apidae possèdent la faculté d'essaimer. Le groupe compte environ cinq cents espèces, dont seulement quatre abeilles *(Apis)*, le reste se partageant entre les bourdons (environ deux cents) et les mélipones.

Les *Bombinae* ou bourdons habitent surtout les régions boréales froides et tempérées montagneuses. Ce sont de grosses abeilles très velues, foncièrement noires, avec des bandes transversales de couleurs variées. Leur biologie est bien connue (travaux de Friese, Wagner et Sladen notamment). Ils vivent en sociétés annuelles, dans des nids faits de mousses et d'herbes, le plus souvent à moitié inclus dans le sol, l'habitacle protégé par une couche de cire mélangée à de la résine. Le centre est occupé par un plateau comprenant des alvéoles à miel et à pollen et des cellules globuleuses irrégulières, presque complètement closes, dans lesquelles la reine a placé du pain d'abeille et pondu une dizaine d'œufs.

Les larves se développent donc en chambre commune, et la mère continue de les nourrir de deux façons, soit par un apport supplémentaire de pain d'abeille tout en élargissant la base de la cellule au fur et à mesure de la croissance des larves, soit en perçant de temps en temps le dôme de la cellule et en dégurgitant pour chaque larve un liquide venant de son jabot. La nymphose a lieu dans un cocon, et les premiers bourdons à éclore sont des femelles, ouvrières petites ou moyennes, qui vont seconder la mère et agrandir le nid. Plus tard apparaîtront les mâles et les grosses femelles reproductrices, qui seront fécondées et qui, seules, hiverneront. Le cycle vital est donc très comparable à celui des guêpes. Comme pour ces dernières, les nids de bourdons comptent rarement plus de mille individus.

La sous-famille comprend deux genres : *Bombus*, travailleur, et *Psithyrus*, parasite du premier auquel il ressemble beaucoup.

Les *Meliponinae* sont des petites abeilles tropicales, surtout sud-américaines, aux teintes uniformes, brun-

jaune à noire, caractérisées par deux aréoles cubitales et par l'atrophie de leur aiguillon. Très communes en forêt humide, elles sont aussi présentes dans les savanes boisées. Elles nidifient dans diverses cavités du sol, des rochers ou des arbres qu'elles aménagent et prolongent vers l'extérieur par une longue entrée cylindrique, souvent munie de tubules accessoires pour l'envol. Ces nids ou « ruches sauvages » sont généralement polygynes, et les trois castes participent à leur construction, les mâles produisant eux aussi de la cire, matériau de base auquel sont parfois ajoutées terre et résine. Les cellules à couvain sont disposées sur trois à dix rayons horizontaux superposés, soutenus par des piliers de cire et operculés vers le haut; les cellules à provisions tapissent les parois involucrales du nid, ou sont groupées dans des diverticules latéraux. Le couvain évolue individuellement dans des cellules, toutes identiques chez les *Melipona*, closes après avoir été remplies de nourriture et ovigérées. A l'éclosion, chaque larve se trouve en présence des provisions nécessaires à son développement. R. et B. Darchen, Kerr ont récemment attiré l'attention sur ce fait qui pose le problème délicat du déterminisme des castes femelles et ouvrières chez les *Melipona*. Pour les deux premiers chercheurs cités, ce déterminisme ne serait pas différent de celui de l'abeille mellifique, et tiendrait à la qualité inégale de la nourriture entreposée.

La sous-famille se compose de deux genres travailleurs : *Melipona*, néotropical, et *Trigona*, pantropical, et d'un troisième, pilleur, *Lestrimelitta*, sud-américain, proche du précédent dont il vole le miel. Les *Trigona* comptent les plus petites abeilles (1,5 mm pour *T. duckei*) et présentent des cellules royales plus grosses dans leurs nids.

Beaucoup de mélipones sont recherchées pour leur miel très apprécié, leur cire ainsi que leurs amas de résine, mais sont aussi exécrées à cause de l'habitude qu'elles ont de venir lécher la sueur et le liquide lacrymal, n'hésitant pas à entrer dans les oreilles ou dans les yeux.

Chez les *Apinae*, seule l'ouvrière est munie d'un appareil de récolte et de glandes cirières; la reine, plus grosse, se limite à ses fonctions de ponte; toutes deux ont un aiguillon fonctionnel. Les mâles ou faux-bourdons sont également gros mais plus trapus, et leurs yeux composés volumineux se rejoignent dorsalement. Le genre *Apis* compte quatre espèces dont *A. mellifica*, l'abeille mellifique (dite aussi, improprement, domestique) est, de loin, la mieux connue, comme elle l'est probablement de tous les Insectes. Les données scientifiques et ethnologiques qui la concernent ont fait l'objet dernièrement d'un important *Traité de la biologie de l'Abeille* publié sous la direction de R. Chauvin, et nous nous bornerons ici à remettre en mémoire les grandes lignes de cette biologie.

La société, ou ruche, est populeuse (environ quarante mille abeilles pour une ruche en plein essor) et pérenne, mais monogyne. Les alvéoles, très réguliers, à section parfaitement hexagonale, se trouvent légèrement inclinés vers le haut, sur les deux faces de rayons verticaux, et sont faits de cire pure. Le couvain des ouvrières et des mâles occupe ceux du centre (une larve par alvéole), la périphérie servant de magasin pour le miel. Les nouvelles reines, rares, se développent isolément dans des loges grossièrement cylindriques, surajoutées aux rayons.

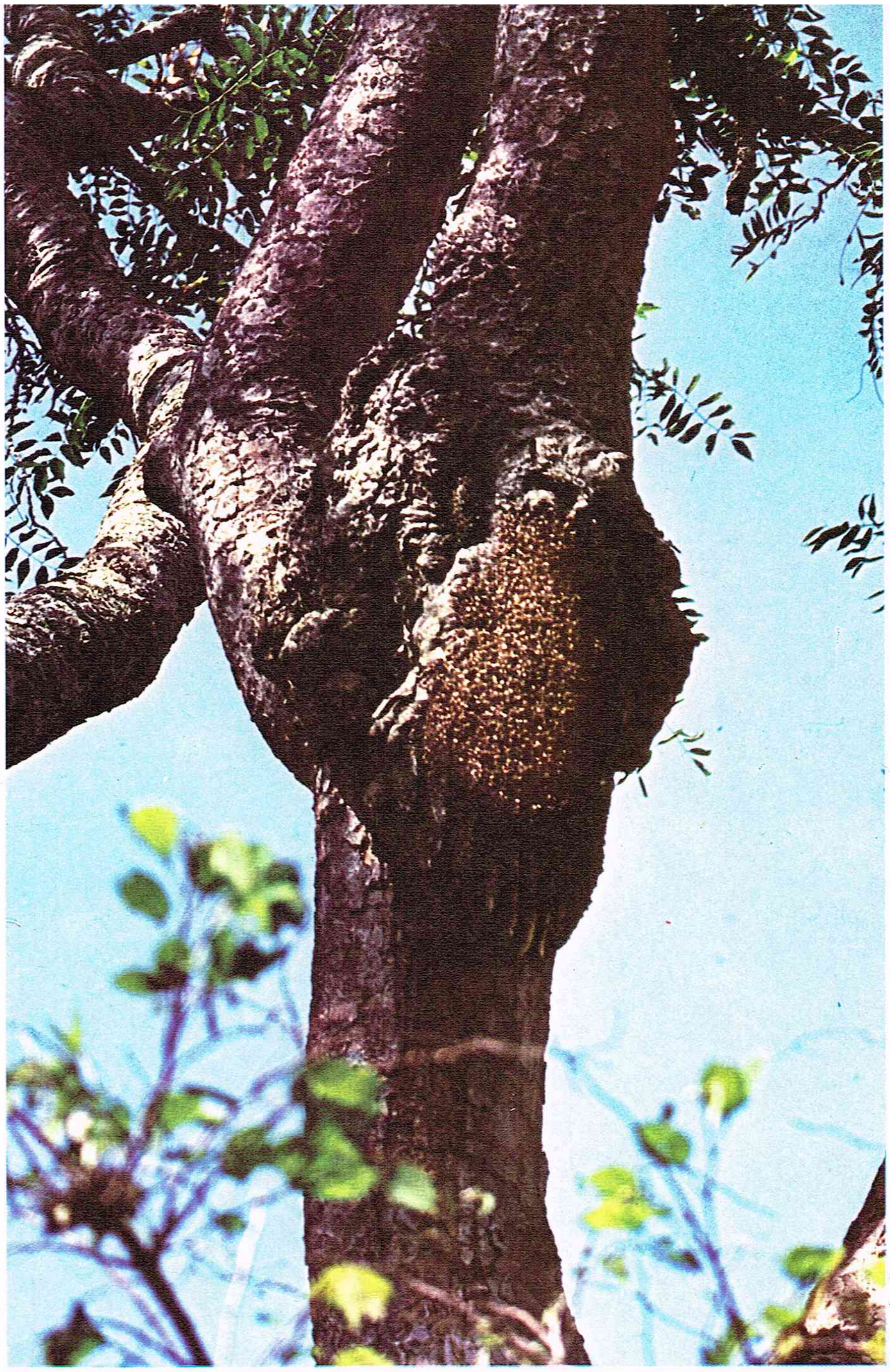
La différenciation des castes est soit génique : mâles haploïdes (issus d'œufs non fécondés), femelles diploïdes (issues d'œufs fécondés), soit alimentaire. La période larvaire pendant laquelle les larves sont alimentées, dure en moyenne cinq jours, et les larves de reines sont toujours exclusivement nourries de gelée royale (sécrétion salivaire labiale), tandis que les larves d'ouvrières n'en reçoivent qu'au cours des trois premiers jours, pour n'être nourries ensuite qu'avec de la pâtée miellée. Quand la croissance est terminée, les ouvrières ferment l'alvéole d'un opercule bombé, fait d'un mélange de cire et de pollen perméable à l'air. La larve sécrète alors un cocon, et entre en métamorphose pour éclore huit jours après.

La reine peut vivre plusieurs années et, après sa fécondation qui a lieu lors d'un vol nuptial, ou de plusieurs, elle ne s'occupe que de pondre, de chasser ou tuer les reines nouveau-nées, ou bien d'essaimer.

L'ouvrière n'a qu'une longévité de cinq semaines environ (pendant les belles saisons). Elle passe par une série d'étapes physiologiques qui lui confèrent une succession d'activités précises, conduisant à une division particulière du travail bien mise en évidence par les travaux de Rösch. Peu après sa naissance, l'ouvrière nettoie les alvéoles déjà utilisés et les prépare pour le dépôt d'autres œufs; elle devient ensuite nourrice, donnant d'abord de la pâtée miellée, puis de la gelée royale que ses glandes labiales antérieures sont devenues aptes à sécréter; celles-ci cessant de fonctionner au dixième jour, l'ouvrière effectue alors sa première sortie pour un vol d'orientation (en point fixe, face au nid), puis rentre à la ruche où elle passe tour à tour magasinière (réception, malaxage des récoltes, mise en réserve), cirière (au moment du développement optimal des glandes ciripares sternales) et confectionneuse d'alvéoles, ventileuse et gardienne à l'entrée du nid, pourvoyeuse enfin. Ce dernier stade occupe à peu près la dernière moitié de la vie de l'abeille, qui sort alors constamment de la ruche pour aller chercher de l'eau et de la propolis (résine et gomme des bourgeons), et butiner nectar et pollen.

Cependant, la succession des tâches est susceptible d'interruption momentanée, que motivent des besoins sociaux, ou si les circonstances l'exigent; une ouvrière peut revenir à un travail dont elle a déjà passé l'étape. C'est le cas, par exemple, des butineuses qui cessent de collecter des produits floraux, pour rapporter l'eau nécessaire à la régulation thermique du nid jusqu'à ce que la température de ce dernier redevienne normale.

K. von Frisch a montré comment les abeilles communiquent entre elles par des danses diverses qui constituent un mode d'information comparable à un langage. Ces danses s'effectuent sur les rayons de cire dont la direction, verticale, se substitue, dans l'exécution des


M. Boulard

▲ ***Belle « ruche » d'Apis sauvage photographiée en Afrique centrale; les Apis disposent leurs « gâteaux » d'alvéoles, toujours verticalement.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

figures, à celle du soleil. Si, par rapport à la ruche, les fleurs visées sont situées dans la direction du soleil, le trajet rectiligne de la danse est dirigé verticalement de bas en haut; si elles se trouvent à l'opposé du soleil, le trajet est aussi vertical, mais parcouru de haut en bas; si la direction des fleurs fait un certain angle avec celle du soleil, le trajet rectiligne fait un angle correspondant avec la verticale, la droite (ou la gauche) étant alors indiquée par le sens de la danse. La distance est communiquée par la durée des oscillations abdominales de l'informatrice, et les fleurs à visiter par le parfum qui imprègne cette dernière (intervient également, sur le terrain, l'attraction des sécrétions de la glande de Nassonoff que la butineuse a laissées sur les fleurs en question). Les danses sont si précises dans leur exécution (mouvement et rythme) que des abeilles de races différentes ne se comprennent pas ou mal, et l'on a été conduit à admettre l'existence de « dialectes ». Mais ces communications sont particulières aux pourvoyeuses, et ce sont le léchage de la reine et les échanges trophallactiques, qui comme chez les fourmis, assurent le lien essentiel de la ruche. La ruche hiverne. Toutes les abeilles entrent en léthargie, groupées autour de la reine, et ne se réveillent que pour réguler la température du nid qui doit être maintenue entre 12 et 24 °C (découverte due à Réaumur). Elles se « réchauffent » par des mouvements fébriles du corps, consomment du miel puis se « rendorment ». Ces ajustements thermiques nécessitent de 3 à 4 kg de miel par hiver.

Entre un et trois ans, la reine essaime avec quelques milliers de jeunes ouvrières. Elle va fonder un nouveau nid dans un endroit convenable qui aura été choisi par les éclaireuses, et dont ces dernières indiquent la position à l'essaim par des danses (M. Lindauer). Environ six mois plus tard, la vieille reine meurt, tuée le plus souvent par une jeune reine qui vient d'éclore et prend sa place.

Quant à la ruche mère, après quelques heures d'agitation intense, les ouvrières restantes bâtissent une grande cellule, dite alors de « sauveté », autour d'une très jeune larve qui sera exclusivement nourrie de gelée royale et qui deviendra la nouvelle reine. Parfois, il n'y a plus de jeunes larves disponibles; des ouvrières peuvent alors se mettre à pondre, mais leurs œufs, non fécondés, ne donnent que des mâles; la ruche devient « bourdonneuse » et périclite. Cette évolution fatale s'observe également lorsqu'une reine a épuisé son stock de spermatozoïdes.

La ruche est parfois pillée par des fourmis et des Coléoptères (certaines cétoines notamment), et les butineuses sont souvent les proies des Araignées et des Sphégiens, ou parasitées par les Strepsitères. Enfin, rappelons le rôle important, souvent indispensable, que jouent les abeilles, comme beaucoup d'autres Hyménoptères d'ailleurs, dans la fécondation croisée des plantes.

▲ ***Échanges trophallactiques entre deux ouvrières d'Apis mellifica.***



M. Boulard

▶ ***Parmi les ennemis des butineuses, les Araignées sont sans doute les plus redoutables : ici, une abeille vient d'être attaquée par une thomise tandis qu'elle butinait.***

BIBLIOGRAPHIE

Collemboles - Protoures - Diploures - Thysanoures
DENIS R., *Ordre des Diploures,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* Masson, Paris, 1949. - MASSOUD Z., *Collemboles,* in PESSON P., *la Vie dans les sols,* Gauthier-Villars, Paris, 1971. - SCHALLER F., *Die unterwelt des Tierreiches,* Springer-Verlag, Berlin, 1962. - TUXEN S.L., *The Protura,* Hermann, Paris, 1964.

Éphéméroptères
DESPAX R., *Ordre des Éphéméroptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, pp. 279-309, Masson, Paris, 1949. - NEEDHAM, TRAVER, YIN-CHI HSU, *The Biology of Mayflies,* Classey, London, 1969.

Odonatoptères
AGUESSE, *les Odonates de l'Europe occidentale, du nord de l'Afrique et des îles atlantiques,* Paris, Masson, 1968. - CHOPARD, 1949, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, pp. 311-354, Masson, Paris, 1949. - ROBERT P.-A., *les Libellules,* Delachaux et Niestlé, 1958.

Dictyoptères
CHOPARD, *Encycl. Ent.*, t. XX, Lechevalier P. éd, Paris, 1938. - GRASSÉ P.-P., *Ordre des Dictyoptères* in *Traité de zoologie*, t. IX, Masson éd., Paris, 1949. - ROTH et WILLIS, *Am. Midl. Natur.*, vol 47, 1952; *Smith. Misc. Coll.* Vol. 122, 1954; *ibid.*, vol. 141. - SHELFORD, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1912. - WILLE, *Ztsch. Ange. Ent.*, supp. 1, 1920.

Isoptères
GRASSÉ P.-P., *Ordre des Isoptères, ou Termites,* in *Traité de zoologie,* t. IX, pp. 408-544, Masson, Paris, 1949. - KRISHNA K. et WEESNER F.M., *Biology of Termites,* t. I et II, 1242 p., New York and London Academic Press, 1969-1970. - NOIROT Ch., *Isoptères (Termites) in Zoologie,* t. II, pp. 636-661, Encyclopédie de la Pléiade, N.R.F., Paris, 1963.

Plécoptères
DESPAX R., *Ordre des Plécoptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, pp. 557-586, Masson, Paris, 1949.

Embioptères
DENIS R., Ordre des *Embioptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, 1949. - IMMS A., 1957.

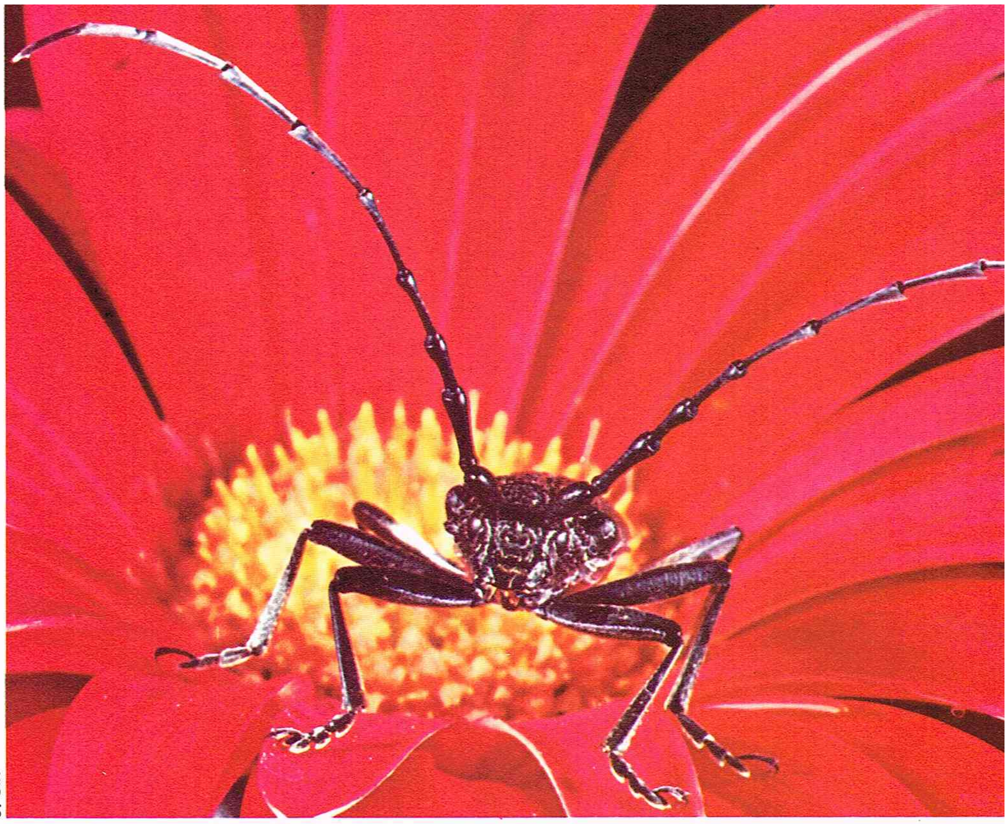
Notoptères
CHOPARD L., *Ordre des Notoptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, pp. 587-593, Masson, Paris, 1949.

Phasmoptères
CHOPARD L., *Ordre des Chéleutoptères ou Phasmoptères,* in *Traité de zoologie,* t. IX, p. 594-616, Paris, Masson, 1949.

Orthoptères
ALBRECHT F., *Polymorphisme phasaire et Biologie des Acridiens migrateurs,* Masson, 1966. - CHOPARD L., *la Biologie des Orthoptères,* Lechevalier, 1938; *Ordre des Orthoptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* Masson, 1949. - DESCAMPS M., *Problème acridien en Afrique intertropicale,* Cah. Maboké, t. I, (2), 1963; *Révision des Eumastacoidea, Acrida* 2, 1973. - DIRSH V.M., *Families and Subfamilies of Acridoidea, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent.,* t. X, 1961. - LEROY Y., *Ultrastructure tégumentaire, œufs et oviscapte des sauterelles, C.R. Acad. Sc. Paris, D, t.* 269, 1969. - REMAUDIÈRE G., *Écologie de* Locusta migratoria, *Locusta,* 2, 1954. - UVAROV B., *Grasshoppers and Locusts.* Cambr. Univ. Press, 1966. - WINTREBERT D., *Aires de grégarisation,* Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), t. IX (4), 1973.

Dermaptères
BEIER M., *Ordnung Dermaptera* in : *Bronns, Klassen a. Ord n. Tierreich,* t. VI (3), Lipsia 1959. - CAUSSANEL Cl., *Principales exigences écophysiologiques du forficule des sables Labidura riparia;* Ann. soc. ent. Fr. (N.S.); t. 6 (3), p. 589-612, 1970. - CHOPARD L., *la Biologie des Orthoptères,* Lechevalier, Paris, 1938; *Ordre des Dermaptères* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, Paris, 1949.

Zoraptères
DENIS R., *Zoraptères* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. IX, p. 545-555, Masson, Paris, 1949.



J. Six

▲ ***Un Coléoptère Cérambicide,*** **Cerambyx scopolii.**

Psocoptères
BADONNEL A., *Faune de France,* t. 43, 1943; *Psocoptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. X (2), Masson, 1951. - ROESLER R., Stett. Ent. Zeit, t. 105, 1944.

Mallophages
EICHLER W., in BRONNS H.G., *Klassen und Ordnungen des Terreichs,* 1963. - SEGUY E., *Mallophages,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. X (2), Masson, Paris, 1951.

Anoploures
HOPKINS G.H., in *Proc. Zool. Soc. Lond.* 119, 1949. - IMMS A.D., 1957. - SEGUY E., *Anoploures,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. X (2), Masson, Paris.

Homoptères
PESSON P., *Ordre des Homoptères* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. X, (2), Masson, Paris, 1951. - BALACHOWSKY A.S., *Mém. Sc. Inst. Pasteur,* 1954 (Cochenilles). - BÉNASSY Cl., Thèse fac. Sc. Paris, 1961 (Cochenilles). - BONNEMAISON L., *Ann. Soc. ent. Fr.*, N.S., vol. 1 (1) (Pucerons), 1965. - BOULARD M., *ibid.*, vol. 1 (3), (4), 1965; *ibid.*, vol. 9 (4), 1973, (Cigales); *Cah. Lamaboké,* vol. VI (2), 1968 (Lycènes prédateurs d'Homoptères); *ibid.*, vol. IX, (2), 1972 (Cigales); *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris, Zool.*, t. 83, 1973 (Membracides). - CARLE P. et MOUTOUS G., *Ann. Epiphyties,* vol. 16 (4), 1965, (Cicadelles). - COBBEN R.H., *Zool. Beitr.*, N.F., vol. 11, 1965, (œufs des Homoptères). - DELONG D.M., *Annual Rev. Entomol.*, vol. 16, 1971, (Cicadelles). - ERMISCH A., *Zool. Morph. Okol. Tiere,* vol. 49, 1960, (endosymbiontes). - EVANS J.W., *Australian Jour. Zool.*, vol. 4 (2), 1956, (Homoptères fossiles); *Proc. R. Soc. Queensland,* vol. 79 (3), 1962, (Coléorhynches); *Austral. Mus. Memoir,* vol. XII, 1966, (Cicadelloïdes et Cercopoïdes). - FENNAH R.G., in *Pest of Sugar Cane,* Eslevier ed., 1969. (Fulgoroïdes nuisibles). - HOWSE P.E. et CLARIDJE M.F., *J. Insect Physiol.*, vol. 16, 1970 (Cicadelle). - KERSHAW J.C. et KIRKALDY G.W., *Zool. Jahrb.*, vol. 29, 1910, (Fulgore). - KORNER H.K., *Z. Parasitenk,* vol. 40, 1972, (Mycétome). - MYERS J.C., *Insect Singers,* Routledge ed., 1929, (Cigales). - POLLARD D.G., *Bull. Ent. Res.*, vol. 58 (1), 1968, (Cicadelles). - REMAUDIÈRE et coll., *Entomophaga,* (H.S.), vol. 6, 1973, (Pucerons). - STRUMPEL H., *Zool. Jb. Syst.*, vol. 99, 1972, (Membracides). - WHITTAKER J.B., *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, vol. 40, 1965, (Cercopides).

Hémiptères
CARAYON J., *Note et document sur l'appareil odorant métathoracique des Hémiptères. Ann. Soc. Ent. Fr.* (NS), vol. VII (4), p. 737-770, 1971. - POISSON R., *Ordre des Hémiptères,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zool.*, t. X (3), Masson, Paris, 1951. - WEBER H., *Biologie der Hemipteren,* Springer Verlag, Berlin, 543 p., 1930.

Thysanoptères

BOURNIER A., *Arch. Zool. exp. gen.*, vol. 93, 1956. - LEWIS T., Academic Press, 1973. - MELIS A., *Redia*, vol. 44-46, 1959-61. - MOUND L.A., *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, vol. 20, 25, 1968, 1971. - PESSON P., *Thysanoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (2), Masson, Paris, 1951. - PRIESNER H., *Best. z. Bodenfauna Europas*, t. 2, 1964. - PUSSARD-RADULESCO E., *Ann. Epiphyties*, 1930.

Mégaloptères

BERLAND et GRASSÉ : *Ordre des Mégaloptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), pp. 5-17, Masson, Paris, 1951.

Raphidioptères

BERLAND et GRASSÉ P.-P., *Ordre des Raphidioptères* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), pp. 18-22, Masson, Paris, 1951.

Névroptères ou Planipennes

BERLAND et GRASSÉ P.-P., *Ordre des Planipennes* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), pp. 23-69, Masson, Paris, 1951.

Mécoptères

BERLAND et GRASSÉ P.-P., *Ordre des Mécoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), pp. 71-124, Masson, Paris, 1951.

Aphaniptères ou Siphonaptères

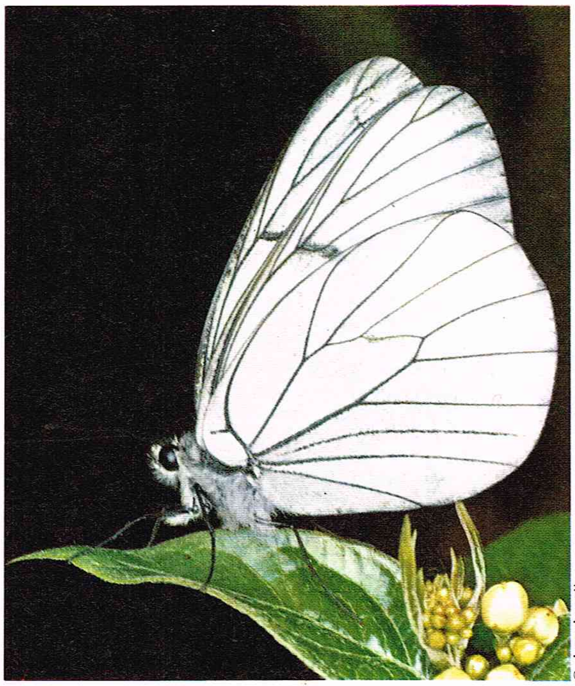
HOLLAND G.P., *Evolution, Classification and Hostrelationships of Siphonaptera, Ann. Rev. Entom.*, vol. 9, Palo Alto, California, 1964. - SEGUY E., *Ordre des Siphonaptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), Masson, Paris, 1951.

Trichoptères

BERLAND L. et MOSELY M.E., *Catalogue des Trichoptères de France, Ann. Soc. Ent. France*, 105 et 106, 1936-1937. - CHOPARD L., *Trichoptères* in *Encyclopédie de la Pléiade, Zoologie*, t. II, p. 746-750, NRF, Paris, 1963. - DESPAX R., *Ordre des Trichoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), pp. 125-173, Masson, Paris, 1951.

Lépidoptères

BOURGOGNE J., *Ordre des Lépidoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X, Masson, Paris, 1951. - FORSTER W. et WOHLFART T.A., *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*, t. I à IV (en cours de publication), Stuttgart depuis 1954. - HANNEMANN H.J., *Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera*, in *Die Tierwelt Deutschlands*, fasc. 50, Iéna, 1961-1964. - HIGGINS L.G. et RILEY N.D., *Adaptation française* par ROUGEOT P.C., *Guide des Papillons d'Europe*, Paris, 1971. - LHOMME L., *Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique*, t. I, II, Douelle, 1923-1963. - PORTIER P., *la Biologie des Lépidoptères*, Paris, 1949. - ROUGEOT P.-C., *les Bombycoïdes de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, t. I, Paris, 1971. - SEITZ A., *les Macrolépidoptères du globe*, Stuttgart, 1906-1915 et suppl. I à IV, Stuttgart, 1932-1954. - STAUDINGER O. et REBEL H., *Catalog der Lepidopteren des Palearctischen Faunen Gebietes*, 1901. - VERITY R., *les Papillons diurnes d'Italie*, t. I à V, Florence, 1940-1953. - ZERNY-BEIER, *Lepidoptera*, in KUKENTHAL, *Handbuch der Zoologie*, Berlin, 1936-1938.



S. Lombardi

▶ **Aporia crataegi,** ***la piéride de l'aubépine.***

Diptères

SEGUY E., *Ordre des Diptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X (1), Masson, Paris, 1951. - OLDROYD H., *The Natural History of Flies*, London, 1964.

Coléoptères

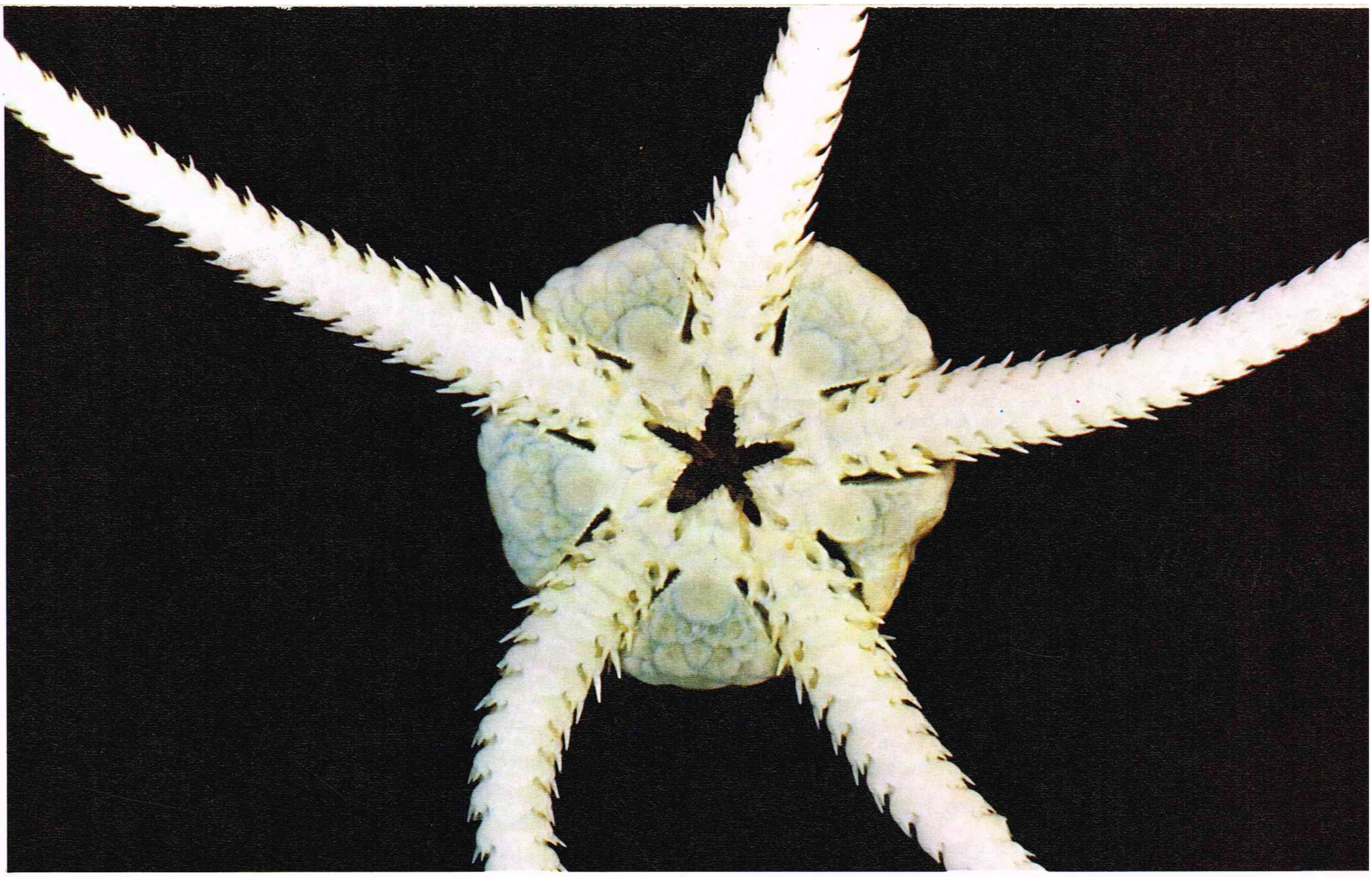
BALACHOWSKY A.S., *Coléoptères Scolytidae. Faune de France*, vol. 50. Lechevalier éd., 320 p., 1949. - BALACHOWSKY A.S., *Entomologie appliquée à l'agriculture*, t. I, *Coléoptères*, vol. 1, 564 p., vol. 2, 1391 p., Masson éd., Paris, 1962-63. - BALTHASAR V., *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palearktischen und orientalischen Region*, t. I, II, III, Prague, 1963-64. - BOVING A.G. et CRAIGHEAD F.C., *An Illustrated Synopsis of the Principal Forms of the Order Coleoptera. Ent. Amer.* (N.S.), vol. 11, (1), 351 p., 1930. - CROS D.A., *Biologie des Meloe, Ann. Sc. Nat. Zool.*, 10e série, vol. 14, p. 189-227, 1931. - CROWSON R.A., *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. 214 p, Londres, 1967. - DAJOZ R., *Écologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie. Vie et Milieu*, 17, série C, p. 527-763, 1966. - DAJOZ R. et CAUSSANEL C., *Morphologie et biologie d'un Coléoptère prédateur*, Creophilus maxillosus. *Cahiers des naturalistes*, 24, p. 65-102, 1968. - HEYMONS R. et LENGERKEN H.V., *Biologische Untersuchungen an Coprophagen Lamellicornien. Zeits, Morph. Okol. Tiere*, vol. 14, 1929. - HOFFMANN A., *Coléoptères Curculionidae. Faune de France*, vol. 52, 486 p., vol. 59, 720 p., vol. 62, 630 p. Lechevalier éd., France, 1950-1958. - IMMS A.D., *A General Textbook of Entomology*. Methuen éd., 886 p, 1957. - JEANNEL R., *Coléoptères Carabiques. Faune de France*, vol. 39 et vol. 40, 1173 p., Lechevalier éd., Paris, 1941-1942. - JEANNEL R. et PAULIAN R., *Coléoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. 9, p. 771-1077, Masson, Paris, 1949. - LENGERKEN H. von, *Die Brutfursorge and Brutpflegeinstinkte der Käfer*, Leipzig, 1939. - PAULIAN R. *les Coléoptères*, 396 p., Payot éd., Paris, 1943 ; *Coléoptères Scarabéides. Faune de France*, vol. 38, 241 p., Lechevalier éd., Paris, 1941. - PORTIER P., *Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Arch. Zool. exp.*, 5e série, vol. 8, p. 89-379, 1911. - REITTER E., *Faune Germanica. Die Käfer.* Springer Lutz, Stuttgart, 5 vol., 1908-1916.

Strepsiptères

JEANNEL R., *Traité de zoologie*, X (II), 1951. - SILVESTRI F., *Boll. Zool. Gen. Ag.*, Portici, 31-32, 1935-1943.

Hyménoptères

BERLAND L., BERNARD F., *Hyménoptères*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. X, Masson, Paris, 1951. - CARAYON J., *Ann. Soc. Ent. Fr.*, vol. 3 (3), 1967. - CHAUVIN R. et coll., *Traité de biologie de l'Abeille*. - DARCHEN R. et B., *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 278, 1974. - EVANS H.E., *The Comparative Ethology and Evolution of the Sand Waps*, 1966. - FABRE J.-H., *Souvenirs entomologiques*. - FERTON Ch., *la Vie des abeilles et des guêpes*, 1923. - GRANDI G., *Boll. Inst. Ent. Univ.*, Bologna, t. XXV, 1961. - GUIGLIA D., *les Guêpes sociales d'Europe occidentale*, 1973. - KELNER-PILLAUT S., *Mem. Soc. Ent. Ital.*, vol. 48, 1969, - KERR W.-E., *Evolutionary Biol.*, t. 3, 1973. - MALYSHEV S.I., *Genesis of the Hymenoptera*, 1968. - NIELSEN E.T., *Mœurs des Bembix*, 1945. - PLATEAU-QUENU C., *la Biologie des Abeilles primitives*, 1972. - SOULIÉ J., *Ann. Univ. Abidjan E*, vol. V (2), 1972. - STEINER A., *Étude du comportement prédateur d'un Hyménoptère Sphégien*, 1962.



H. Chaumeton - Jacana

LES ÉCHINODERMES

Les Échinodermes (phylum *Echinodermata*) constituent l'un des embranchements les mieux caractérisés du règne animal. Ce sont des Animaux exclusivement marins, Invertébrés deutérostomiens cœlomates, dont les embryons possèdent une cavité générale comprise entre deux feuillets du mésoderme, une bouche apparue tardivement et un système nerveux dorsal.

Organisation générale

Bien que très différents d'aspect, ils ont tous une organisation à peu près équivalente, et présentent à l'état adulte trois caractères essentiels : une *symétrie pentamère,* absente chez quelques formes fossiles, parfois imparfaite ou plus ou moins masquée par une symétrie latérale superposée ; un *squelette d'origine mésodermique* formé de nombreuses plaques de carbonate de calcium, ou de spicules microscopiques ; un appareil *aquifère* ou *ambulacraire,* qui n'existe dans aucun autre groupe animal.

Les Échinodermes ont tous un pôle oral et un pôle aboral. Leur symétrie pentamère est mise en évidence par des rayons pourvus ou non de *podia* (tubes ambulacraires), partant de la bouche, se continuant sur tout ou partie du corps, et divisant celui-ci en dix secteurs : cinq zones radiaires (ou radius, ambulacres), cinq zones interradiaires (ou interradius, interambulacres), alternant régulièrement avec les premières. Cette symétrie pentamère est presque parfaite chez les Stellérides, les Ophiurides et les Échinides réguliers ; elle est plus ou moins masquée chez les Échinides irréguliers, de nombreuses holothuries et des formes fossiles ; il n'y en a pas trace chez les Homalozoaires, ou Plats, qui sont sans doute les plus primitifs des Échinodermes éteints.

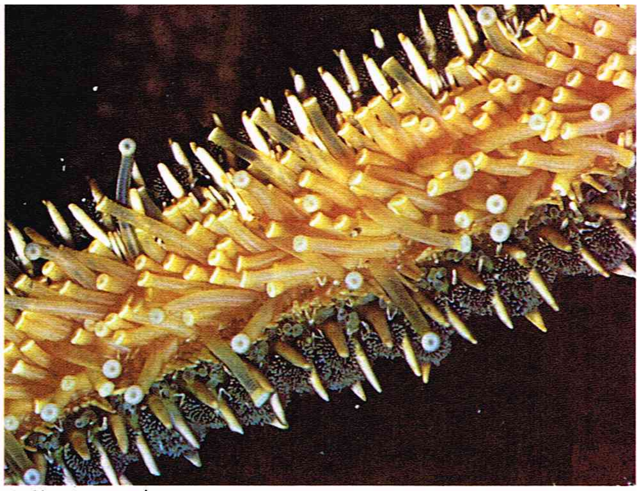
Leur *tégument* est toujours incrusté de calcaire. Le test de la majorité des Échinides est fait de larges plaques solides engrenées, comme soudées, qui lui donnent une très grande rigidité ; cependant, les plaques des oursins mous de la famille des Echinothuridae sont peu calcifiées et réunies par des espaces membraneux, le test est donc aplati et flexible. Chez les Stellérides, les Ophiurides et les Crinoïdes, les plaques des bras sont articulées entre elles de façons variées, ce qui permet à ces Animaux de se mouvoir dans un plan horizontal ou vertical, mais aussi de se redresser ou d'enrouler leurs bras autour d'un support. Le squelette diffus des Holothurides est fait d'une multitude de corpuscules calcaires microscopiques, les spicules, aux formes les plus diverses et d'une grande importance pour la systématique ; cependant, quelques familles, tels les Psolidae, peuvent avoir, en plus, leur face dorsale recouverte de larges plaques imbriquées.

L'appareil aquifère se compose essentiellement d'un *canal oral circulaire,* d'où partent cinq canaux radiaires qui se ramifient pour alimenter les podia, permettant ainsi leur extension et leur rétraction. Ce canal porte une ou plusieurs grosses *vésicules de Poli,* pendant à l'intérieur de la cavité générale, qui jouent un rôle régulateur du système ambulacraire. L'appareil aquifère communique soit avec le milieu ambiant par un *canal hydrophore,* issu du canal oral, aboutissant à une plaque madréporique externe perforée, soit, chez la plupart des Holothurides, avec le liquide cœlomique par un *madréporite* libre dans la cavité générale. En plus de ces systèmes, les Échinodermes possèdent des systèmes nerveux, hémal, digestif et reproducteur.

L'*appareil nerveux* comprend un *système octoneural* formé d'un ruban oral cerclant l'œsophage, ruban qui se ramifie en cinq bandes radiaires allant innerver les organes internes et les podia ; un *système* superficiel, ou *ectoneural,* innervant la peau et les divers organites recouvrant le corps de l'Animal, tels les *piquants,* les *pédicellaires,* les *sphéridies.* Chez les Stellérides, le premier système, dit profond, se divise en deux branches, l'une ventrale, l'autre dorsale. Chez les Crinoïdes, il se complique d'un second système profond, dit *entoneural,* situé au fond du calice, et qui commande aux cirres ainsi qu'au pédoncule des Crinoïdes fixés.

Le *système hémal,* ou circulatoire, consiste en lacunes, sans parois propres, renfermant un liquide riche en protides, les unes absorbantes enveloppant l'intestin, les autres nourricières ou de distribution allant au système nerveux, aux organes génitaux, aux podia. Il n'y a pas de cœur proprement dit ; sauf chez les Holothurides,

▲ ***Les Échinodermes sont des Invertébrés marins, benthiques, caractérisés par une symétrie radiaire, généralement pentamérique ; celle-ci est presque parfaite chez les Ophiurides ; ici,* Ophiura albida.**


H. Chaumeton - Jacana

▶ *Détail des bras robustes d'un Asteriidae,* **Marthasterias glacialis,** *pourvus de nombreux podia et armés de forts piquants.*

dont les lacunes ont des pseudo-parois musculaires, et sont animées de mouvements rythmiques qui, corrélativement à ceux du corps et aux organes respiratoires, font circuler le liquide hémal; celui-ci est formé de plasma et de constituants cellulaires, dont des hémocytes rouges contenant de l'hémoglobine.

Des *organes respiratoires* bien différenciés manquent chez la majeure partie des Échinodermes. On n'en trouve que dans les groupes éteints d'Échinozoaires et d'Astérozoaires, et chez les Holothurides. Selon les classes, ces Animaux respirent par tout le tégument, les podia, les papules, les branchies dermales, les *organes cribiformes* des Stellérides, les bourses génitales des Ophiurides, les *gills* des Échinides, les « poumons » des Holothurides; mais tous ces organes peuvent avoir d'autres fonctions.

Les Échinodermes manquent également de véritable *appareil excréteur.* L'excrétion se fait par l'intermédiaire d'*amibocytes,* surtout de *cœlomocytes,* sous forme d'ammoniaque, d'acide urique, de créatine, peut-être d'urée. Les parois du madréporite des Stellérides, les bourses génitales de certains Ophiurides, les « poumons » des Holothurides et leurs *tubes de Cuvier* prennent une part active dans le rejet de ces produits, aussi naturellement que l'anus, quand il existe.

Les *organes reproducteurs* consistent en *gonades interradiales,* sauf chez les Crinoïdes et certains types archaïques de Stellérides où elles sont allongées dans les bras. Les sexes sont généralement séparés.

Le *système alimentaire* comprend typiquement un canal digestif, droit ou circonvolutionné, allant de la bouche à l'anus. La position de la bouche diffère beaucoup dans chaque groupe et à l'intérieur de ceux-ci; on constate parfois l'absence de cæcums digestifs et d'anus.

EMBRANCHEMENT DES ÉCHINODERMES

SOUS-EMBRANCHEMENT DES PELMATOZOAIRES

Super-classe des Homalozoaires

Super-classe des Crinozoaires

Classe des Cystoïdes
- ☐ *Sous-classe des Rhombifères*
- ☐ *Sous-classe des Diploporites*

Classe des Blastoïdes

Classe des Édriastéroïdes

Classe des Crinoïdes
- ☐ *Sous-classe des Articulés*
  - ○ *Ordre des Comatulida*
- ☐ *Sous-classe des Inadunates*
- ☐ *Sous-classe des Camérates*
- ☐ *Sous-classe des Flexibles*

SOUS-EMBRANCHEMENT DES ÉLEUTHÉROZOAIRES

Classe des Holothurides
- ☐ *Sous-classe des Dendrochirotes*
  - ○ *Ordre des Dendrochirotida*
  - ○ *Ordre des Dactylochirotida*
- ☐ *Sous-classe des Aspidochirotes*
  - ○ *Ordre des Aspidochirotida*
  - ○ *Ordre des Elasipodida*
- ☐ *Sous-classe des Apodes*
  - ○ *Ordre des Molpadida*
  - ○ *Ordre des Apodida*

Classe des Stellérides
- ☐ *Sous-classe des Somasteridea*
- ☐ *Sous-classe des Asteroidea*
  - ○ *Ordre des Phanerozonida*
  - ○ *Ordre des Spinulosida*
  - ○ *Ordre des Euclasterida*
  - ○ *Ordre des Forcipulatida*

Classe des Ophiurides
- ○ *Ordre des Stenurida*
- ○ *Ordre des Oegophiurida*
- ○ *Ordre des Phrynophiurida*
- ○ *Ordre des Ophiurida*

Classe des Échinides
- ☐ *Sous-classe des Regularia*
  - ○ *Ordre des Lepidocentroida*
  - ○ *Ordre des Cidaroida*
  - ○ *Ordre des Aulodontida*
  - ○ *Ordre des Stirodontida*
  - ○ *Ordre des Camarodontida*
- ☐ *Sous-classe des Irregularia*
  - ○ *Ordre des Holectopoida*
  - ○ *Ordre des Cassiduloida*
  - ○ *Ordre des Clypeastroida*
  - ○ *Ordre des Spatangoida*

Origine des Échinodermes

Les Échinodermes sont apparus dès le Cambrien, probablement sous forme d'un Animal pélagique à symétrie bilatérale, le *Dipleurula,* pourvu de bandes ciliées, qui a ensuite évolué vers une forme d'Animal rampant, dépourvu de toute symétrie radiaire. Puis, ils se sont divisés en deux groupes bien tranchés : les Pelmatozoaires et les Éleuthérozoaires.

Les Échinodermes ont d'abord été, comme les Plats, des Animaux rampants dépourvus de toute symétrie radiaire, mais présentant une asymétrie bilatérale imparfaite. Comment ont-ils acquis leur symétrie pentaradiée? Quelques zoologistes, s'appuyant sur le cas des fossiles de la classe des Cystoïdes, supposent que leurs ancêtres ont dû passer par un stade trois, ou *trimère,* avant d'atteindre la symétrie cinq. D'autres affirment que le pentagone constitue le seul polygone régulier dont le nombre de côtés, égal à celui des diagonales, favorise la forme étoilée qui serait la plus efficace pour la protection de l'Animal; cette hypothèse est en contradiction avec l'existence de Stellérides à quatre, sept et même vingt rayons.

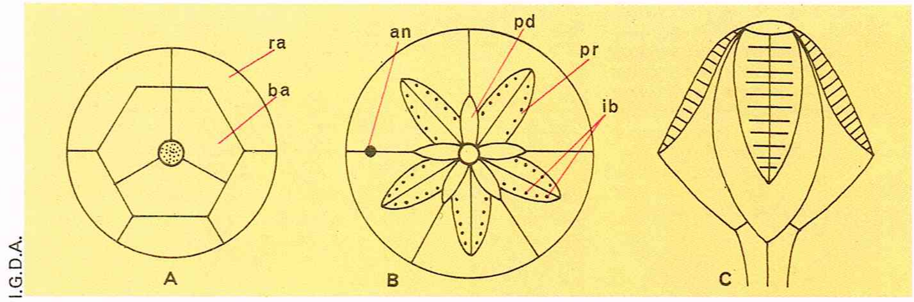
Par leur symétrie pentaradiée, qui reste une énigme quant à son origine, les Échinodermes se différencient de tout le règne animal. Sont-ils, comme on l'a cru longtemps, des Animaux archaïques, aberrants, « culs-de-sac de l'évolution »? Ne sont-ils pas plutôt, comme on semble l'admettre de plus en plus, les ancêtres lointains des Vertébrés? On a cru leur voir une parenté plus ou moins marquée avec les Mollusques, puis avec les Vers. Il est maintenant admis qu'ils sont assez proches parents de deux groupes qui annoncent les Vertébrés : les Stomocordés, tels les Entéropneustes et les Ptérobranches, les Procordés comme les Ascidies ou l'Amphioxus *(Branchiostoma).* En effet, la larve des Stellérides *(bipinnaria)* et celle des Holothurides *(auricularia)* sont très voisines de la larve *tornaria* des Entéropneustes. La formation du cœlome par des *entérocœles* ainsi que la communication avec l'extérieur par l'intermédiaire du canal hydrophore rappellent ce qui se passe chez certains Procordés. Des faits paléontologiques et biochimiques renforceraient cette opinion. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de préciser davantage les relations des parentés ancestrales existant entre ces embranchements et celui des Échinodermes.

SYSTÉMATIQUE

Une classification récente des Échinodermes a été proposée, qui les sépare en quatre sous-phylums : les Échinozoaires, comprenant les classes Helicoplacoidea, Edriasteroidea, Ophicistoidea, Holothurioidea et Echinoidea, les Homalozoaires, les Crinozoaires, avec les classes Cystoidea, Blastoidea, Crinoidea ; les Asterozoaires, renfermant les classes Stelleroidea et Ophiuroidea. Nous préférons garder une autre classification, peut-être plus conforme aux affinités des groupes entre eux, et qui a l'avantage de correspondre à celle encore adoptée par la plupart des traités.

Les *Pelmatozoaires* représentent les Échinodermes les plus primitifs. A l'état larvaire, ils sont toujours fixés par un pédoncule aboral, et sont parfois libres à l'état adulte comme quelques Crinoïdes. Ils se divisent en deux super-classes : les Homalozoaires, ou Plats ; les Crinozoaires, qui se répartissent en quatre classes : Cystoïdes, Blastoïdes, Édriastéroïdes et Crinoïdes.

Les *Éleuthérozoaires* sont toujours libres. Ils comprennent quatre classes : Stellérides, Ophiurides, Échinides et Holothurides.



▲ ***Schémas des structures de divers Blastoïdes : A, Blastoïde vu par la face aborale : ra, radiales ; ba, basales ; B, Blastoïde vu par la face orale : an, anus ; pd, plaque deltoïde ou interradiale ; pr, plaque radiale ; ib, insertions des brachioles ou pinnules ; C, un* Pentremites robustus *vu de côté.***

PELMATOZOAIRES

Les Pelmatozoaires (sous-phylum *Pelmatozoa*), à l'exception des Crinoïdes dont les représentants actuels sont encore nombreux, sont tous fossiles, et ne dépassent pas le Paléozoïque supérieur (Permien). Ces fossiles étaient ancrés au fond de l'eau, le plus souvent par un pédoncule dorsal flexible, de longueur variée, formé d'un grand nombre d'articles empilés et reliés par du tissu conjonctif. Ils se divisent en deux super-classes : Homalozoaires et Crinozoaires.

● HOMALOZOAIRES

Les Homalozoaires, ou Plats, forment un groupe étrange, très hétérogène, apparu au milieu du Cambrien, éteint au Dévonien. Leur corps, ou *thèque,* à face dorsale convexe, à face ventrale concave, présente généralement une symétrie bilatérale plus ou moins parfaite ; il est revêtu, partiellement ou totalement, de plaques irrégulières, placées symétriquement et formant une sorte de carapace ; une paire d'organes semblables à des bras est disposée autour de ce que l'on suppose être la bouche ; une queue mobile, articulée, se trouve à l'extrémité opposée, organe de locomotion chez *Gyrocystis,* de fixation chez les autres groupes. Il est difficile de préciser la parenté des Homalozoaires avec les autres Échinodermes.

● CRINOZOAIRES

Les Crinozoaires se répartissent en quatre classes : Cystoïdes, Blastoïdes, Édriastéroïdes et Crinoïdes.

CYSTOIDES

Les Cystoïdes *(Cystoidea)* ont un corps ovale, ou sphérique, constitué par de nombreuses plaques polygonales irrégulières, poreuses et trouées de canaux. Ils devaient avoir une nutrition microphage, les particules alimentaires étant amenées à la bouche par des gouttières à cils vibratiles dressées autour de la bouche comme des tentacules solides ou rayonnant sur la surface de la thèque. Ils se divisent en Rhombifères et Diploporites.

Sous-classe des Rhombifères

Les Rhombifères, qui renferment un nombre considérable de formes, étaient fixés au substrat ou à divers supports par un simple bouton de l'extrémité aborale ou par une tige. Les plaques de la thèque présentent des canaux perpendiculaires à leurs sutures, et, dans les genres plus évolués, des losanges de pores. Les cinq gouttières nourricières font saillie extérieurement sous forme de brachioles, et portent de petites pinnules composées d'ossicules bisériés, le tout étant recouvert de petites plaques. Deux orifices, placés près de la bouche, dans l'*interradius* postérieur, sont considérés comme aquifère et gonoporique. L'anus, fermé par cinq valves triangulaires saillantes, est situé dans l'interradius droit postérieur. Beaucoup de Rhombifères Caryocrinides, ayant une thèque composée de plaques infrabasales, basales, radiales, interradiales, simulent des Crinoïdes éteints de la sous-classe Camerata.

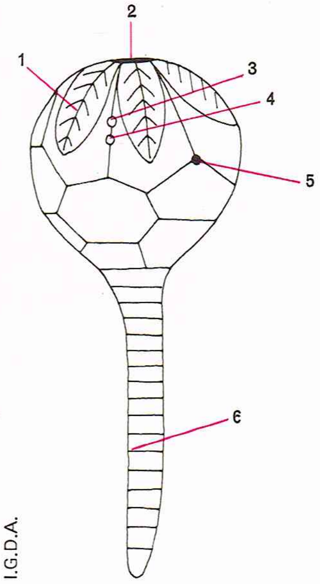
Sous-classe des Diploporites

La thèque des Diploporites, attachée par sa base sans tige véritable, est formée de très nombreuses plaques criblées d'innombrables pores isolés, ou réunis au nombre de deux ou trois par une courte rigole, suivie de canaux poriques divergents ; il n'y a plus de losanges poriques. L'anus, le madréporite et le gonopore sont maintenant constamment dans le même interradius postérieur. Mais ce qui distingue surtout les Diploporites les plus évolués des Rhombifères est la présence, surtout au voisinage des rainures nourricières, de groupes de deux pores géminés *(Diplopores)* situés au fond d'une fossette.

BLASTOIDES

Les Blastoïdes *(Blastoidea)* dérivent probablement des Cystoïdes Diploporites. L'Animal, en forme de bouton de rose, est attaché au sol par une tige dont la base est pourvue de racines. La thèque est faite de quinze plaques réparties en trois cercles : cinq basales, cinq radiales, cinq orales ; elle s'orne de cinq radius pétaloïdes ; l'anus s'ouvre entre la plaque orale de l'interradius CD et les deux radiales adjacentes ; on ne connaît pas de pores aquifères. Les Blastoïdes sont surtout caractérisés par des plis invaginés du stéréome, les *hydrospires,* à rôle vraisemblablement respiratoire et peut-être excréteur.

▼ ***Schéma de la structure d'un* Cystoblastus *(Cystoïdes) : 1, sillon radial ; 2, bouche ; 3, hydropore ; 4, orifice génital ; 5, anus ; 6, pédoncule.***



ÉDRIASTÉROIDES

Les Édriastéroïdes *(Edriasteroidea),* apparus dès le Cambrien, sont apparentés aux Cystoïdes Rhombifères. Ce sont des Animaux de petite taille, ovoïdes ou discoïdes, fichés dans la vase par des excroissances ou simplement posés sur le sol, c'est-à-dire à peu près libres. Leur thèque flexible est formée de nombreuses petites plaques polygonales ; sa face supérieure est percée d'une bouche centrale d'où partent cinq bandes radiaires, droites ou sinueuses. Le plancher des rainures ambulacraires consiste en une série de plaques comportant, entre deux plaques successives, un orifice correspondant à un podia pourvu d'une vésicule pédieuse ; cette rainure est pourvue de petites plaques latérales qui, en se rabattant, la recouvrent d'un pavage qui la ferme complètement. Certains auteurs supposent que les Édriastéroïdes et les Holothurides dérivent d'un ancêtre commun ayant vécu au Cambrien inférieur.

▶ *Annacrinus (wyvillethomsoni) appartient au groupe des Articulés fixés; ceux-ci se fixent au fond ou s'accrochent aux pierres par un pédoncule, pointu, simple ou terminé par de nombreuses racines.*



CRINOIDES

Les Crinoïdes *(Crinoidea)* se présentent sous deux formes, l'une fixée au substrat par un pédoncule aboral, l'autre libre à l'état adulte pouvant s'accrocher à divers supports à l'aide de crampons, les *cirres,* mais capable aussi de nager activement dans le milieu ambiant. Les Crinoïdes se divisent en quatre sous-classes : *Inadunata, Camerata, Flexibilia,* fossiles du Paléozoïque; *Articulata,* apparus au Triasique, dont il existe encore de nombreuses formes, fixées ou libres.

Sous-classe des Articulés

Les Articulés *(Articulata)* se répartissent en deux groupes d'inégale importance : les *Libres,* dont six cents espèces vivent encore dans toutes les mers; les *Fixés,* qui habitent les profondeurs marines au nombre d'à peu près quatre-vingts espèces.

Un Articulé libre, dont le type est la comatule, est constitué typiquement d'un corps central contenant les viscères, soutenu par un squelette de pièces assemblées, la thèque : celle-ci émet de longs bras graciles plus ou moins ramifiés; sa surface orale, ou ventrale, le *tegmen,* porte une bouche centrale, d'où partent cinq rainures ambulacraires qui bifurquent chacune en deux bras soutenus par un squelette spécial; dans un interradius s'élève un tube anal percé d'un anus terminal entouré de petites papilles. La position de la bouche, du tube anal et de la grande plaque calcaire du pôle aboral du calice détermine un plan de symétrie, dit plan crinoïdien, que nous retrouverons très marqué chez les Holothurides.

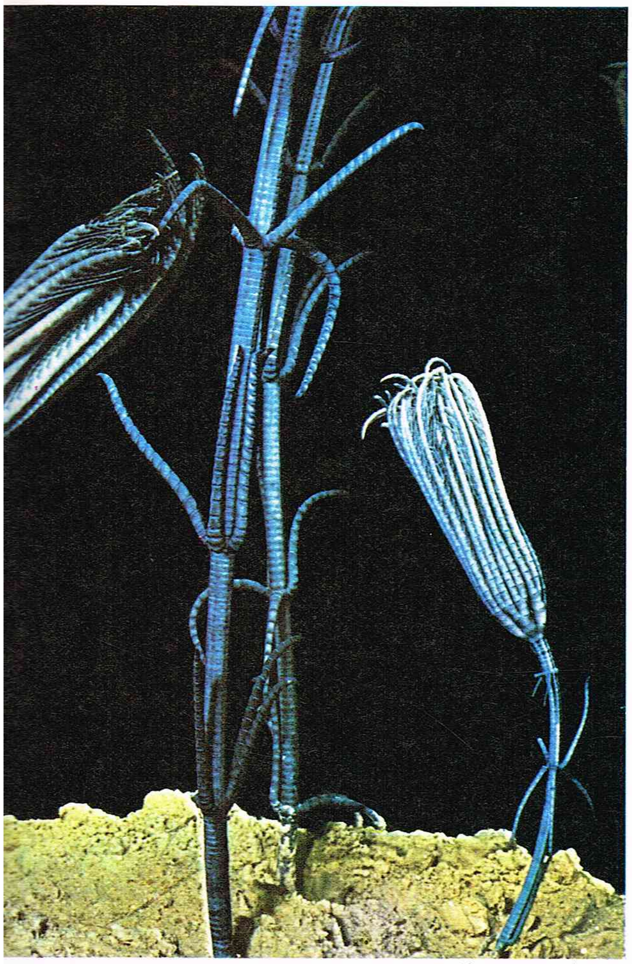
Le *calice,* en forme de coupe conique, est formé de deux ou de trois cercles de plaques, suivant que le squelette calicinal est dit monocyclique ou dicyclique. Chez la comatule, ce squelette est fait de six plaques, cinq radiales (infrabasales) et cinq interradiales (basales), groupées autour d'une plaque centro-dorsale; celle-ci porte une trentaine de cirres, sortes de griffes composées de courts articles articulés entre eux, et dont le dernier est en forme de crochet; les cirres de l'Animal lui servent à se cramponner aux divers supports qu'il rencontre.

Les *bras* des Crinoïdes, primitivement au nombre de cinq, le plus souvent de dix, s'allongent considérablement, et se ramifient parfois énormément. Leur squelette est constitué d'abord d'une plaque primibrachiale, qui repose sur la radiale du calice à laquelle elle est unie par une articulation, puis d'une pièce axillaire qui supporte les deux premières plaques secundibrachiales des deux premières ramifications; l'ensemble de ces plaques est inclus dans le calice dont il consolide la face aborale. Ce n'est guère qu'à partir de la troisième ou de la quatrième secundibrachiale que les bras deviennent vraiment libres; ils sont alors constitués de nombreux articles courts, discoïdes, unis obliquement par des muscles puissants leur donnant une grande souplesse; cependant, les bras se brisent facilement au niveau d'articulations spéciales, les *syzygies,* dépourvues de muscles, dont la jointure est perpendiculaire à l'axe longitudinal des bras. Leur face orale est parcourue par une gouttière à bords festonnés, où sont disposés des groupes de trois podia, dits *palpes,* car ils ne participent pas à la locomotion; organes tactiles, peut-être respiratoires, les palpes, enduits de mucus, participent au transport de la nourriture vers la bouche. En dehors de la gouttière, on remarque de nombreuses petites vésicules incolores, les *saccules,* profondément enfoncés dans le tégument. Ils contiennent de petites sphérules réfringentes groupées en amas piriformes, dont la base s'appuie sur le fond du saccule, tandis que le sommet se prolonge en un filament grêle; les saccules ont une affinité extraordinaire pour les colorants; on suppose qu'ils ont un rôle excréteur ou bien servent de réserve à des protides, mais leur véritable fonction n'est pas encore connue.

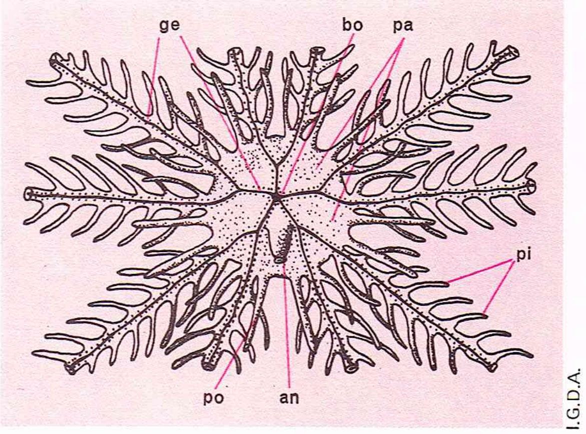
De chaque côté, les bras sont bordés par un rang de *pinnules;* la structure des uns et des autres est identique; les pinnules alternent régulièrement d'un côté à l'autre et leur ensemble forme une double série de nombreux appendices courts et serrés, rappelant les barbes d'une plume d'oiseau. Chaque pinnule est parcourue par une ramification de la gouttière brachiale. On distingue trois sortes de pinnules : les proximales, ou pinnules orales, plus longues que les autres, qui se rabattent brusquement sur la bouche lorsque l'Animal est inquiété; les pinnules génitales contenant les gonades qui, au moment de la reproduction, se gonflent de produits sexuels libérés par éclatement de leurs parois; les pinnules distales qui, contrairement aux pinnules génitales, sont toujours pourvues de rainures ambulacraires et de palpes.

Le *tegmen,* qui recouvre le calice, est formé d'une délicate membrane contenant de petites plaques formant un revêtement continu ou simplement concentrées le long des rainures ambulacraires, ou remplie de formations calcaires microscopiques. Il est percé, dans les interradius, de centaines de pores minuscules : ce sont les ouvertures externes des canaux qui servent à introduire l'eau de mer dans les espaces cœlomiques du corps de la comatule.

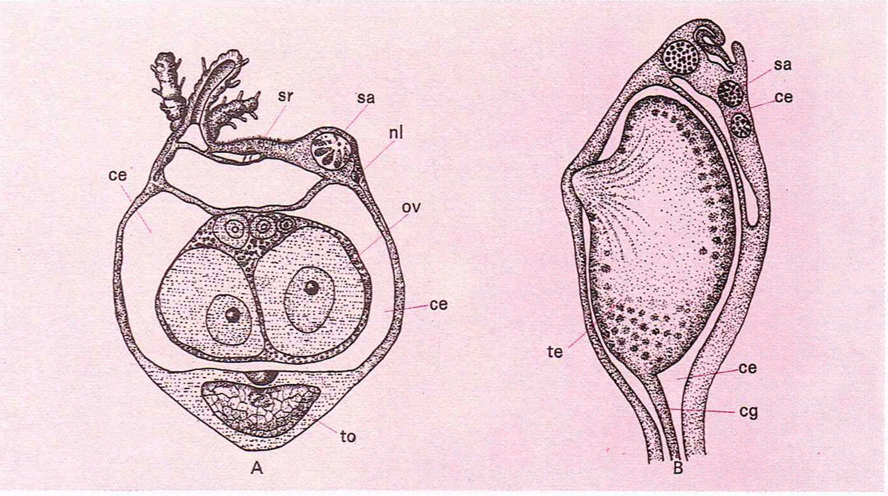
Le *corps* de celle-ci est constitué d'un disque mou, de la grosseur d'un petit pois; au centre, ou légèrement déportée, s'ouvre la bouche, simple orifice pentagonal toujours béant; il en part cinq rainures ambulacraires donnant naissance aux dix rainures ambulacraires des bras et, intérieurement, un œsophage vertical suivi d'un intestin bosselé tournant le long de la cavité; ce dernier est terminé par un court rectum, aboutissant à l'anus situé au sommet d'un long cône interradiaire; ce tube anal, capable de contractions rythmiques, aspire et rejette l'eau de façon à éliminer les déchets; il est aussi utilisé pour un but respiratoire; deux diverticules, ramifiés à leur sommet, se développent dans le premier tiers de l'intestin, et sont parfois qualifiés de diverticules hépathiques. Dans l'espace laissé libre par l'intestin est logé un volumineux organe axial, probablement à fonction hormonale. Le reste de la cavité générale est en partie comblé par un grand nombre de lames conjonctives qui la transforment en une sorte d'éponge; elle est aussi tapissée de petites corbeilles vibratiles, dont le rôle principal est de mettre en mouvement le liquide cœlomique, mais qui se chargent également de granules de déchets, qu'une fois détachés des amibocytes phagocytent.



H. Chaumeton - Jacana



◀ ***Disque oral d'un Crinoïde du genre* Antedon*;***
ge, gouttière épineurale;
bo, bouche;
pa, pores aquifères;
pi, pinnules;
an, anus;
po, pinnule orale.



▲ ***Coupe transversale d'une pinnule d'*Antedon bifida *femelle (A) et mâle (B) : ce, cavité cœlomique; cg, cordon génital; nl, nerf latéral; ov, ovaire; sa, saccule; sr, sillon radial; te, testicule; to, partie brachiale avec son tronc nerveux.***

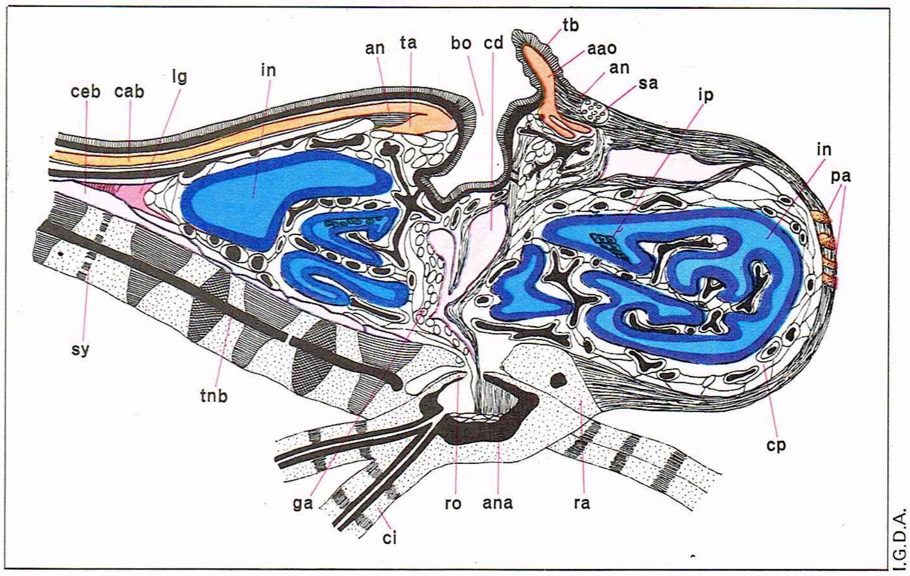
Le *système aquifère* correspond au type général précédemment décrit. Il est accompagné, dans l'axe creux des bras, par des cordons génitaux allant aux pinnules génitales.

Le *système lacunaire sanguin,* ou hémal, très développé, s'enchevêtre étroitement aux cavités cœlomiques, sans communiquer avec elles. Il contient des amibocytes normaux, des amibocytes à bâtonnets éosinophiles et des amibocytes mûriformes chargés de granules jaunes (probablement des produits d'excrétion); cependant, l'excrétion est surtout assurée par les cellules péritonéales : elles élaborent de gros granules brunâtres que des phagocytes capturent à leur expulsion et digèrent partiellement, pour les transporter dans le tissu conjonctif, ou pour passer à l'extérieur.

Système nerveux et organes des sens. Le système nerveux comprend les trois systèmes décrits dans le schéma général des Échinodermes. Le système octoneural, uniquement sensitif, émet de nombreuses fibres reliées à l'épithélium du tube digestif. Le système hyponeural consiste en un pentagone, logé dans le tissu conjonctif du tegmen, dont les nombreux rameaux innervent les palpes, le tube anal, les pinnules et certains organes internes. Le système entoneural, sorte de coupe nerveuse située dans la cavité du calice, émet cinq troncs radiaux, qui bifurquent pour donner une branche pour chacun des dix bras; chaque branche est logée au centre de l'axe calcaire des bras, et ses racines innervent les muscles articulaires des bras, les cirres, et, chez les Fixés, le pédoncule; c'est un centre de coordination des mouvements natatoires et d'accrochage de l'Animal.

Régénération. Comme tous les Échinodermes, les Crinoïdes ont une faculté de régénération très développée. Les bras, sujets à de fréquentes ruptures au niveau des syzygies, repoussent en quelques mois, ainsi que les pinnules et les cirres. Bien plus, le sac viscéral peut se détacher entièrement du squelette dorsal et de la base des bras, l'Animal le reformant en entier à condition que le centre nerveux dorsal du calice soit resté intact.

▼ ***Coupe sagittale d'un Crinoïde libre* (Antedon bifida) *: aao, anneau ambulacraire oral; an, anneau nerveux; sa, saccule; ip, infusoires parasites* (Conchophthirius antedonis)*; in, intestin; pa, pores aquifères; cp, cavité périviscérale; ra, plaque radiale; ana, anneau nerveux aboral; ro, rosette; ci, cirre; ga, glande axiale; tnb, tronc nerveux brachial; sy, syzygie; ceb, cœlome du bras; cab, canal ambulacraire brachial; lg, lacune génitale; ta, tube aquifère; bo, bouche; cd, cavité axiale du disque; tb, tentacule buccal.***





G. Mazza

▲ ***Les Crinoïdes libres, nombreux dans les eaux tropicales, vivent aussi dans les eaux tempérées, tel*** **Antedon mediterranea,** ***espèce européenne.***

Reproduction

Le développement des Crinoïdes n'est complètement connu que par les études faites sur les Libres, notamment sur l'espèce européenne *Antedon bifida ;* on ignore tout de celui des Crinoïdes fixés.

Une fois fécondé, l'œuf donne naissance vers le sixième jour à une larve nageuse, cerclée de cinq bandes ciliaires transversales et parallèles, dite « larve en tonnelet ». Le squelette est déjà bien développé : il présente des plaques perforées, disposées en pile suivant l'axe longitudinal de la larve qui, dépourvue de bouche, ne peut se nourrir. Après avoir nagé activement, elle tombe sur le fond, et s'y fixe par son lobe préoral formant ventouse ; d'abord en position horizontale, elle se redresse, et son point d'adhésion devient terminal ; la ceinture ciliée disparaît, l'embryon subit de profondes modifications, et finit par prendre un aspect en massue. La partie supérieure se renfle en un calice où se groupent les viscères, tandis que la partie inférieure, où se trouve le lobe préoral, se convertit en un pédoncule, qui s'allonge pour se terminer par un disque adhésif. Les plaques squelettiques de l'Animal se forment ; vingt-cinq tentacules, disposés par groupes de cinq, apparaissent sur la face supérieure, ainsi que cinq lobes contenant une plaque orale qui joue le rôle de valvule, et permet la saillie ou la rétraction des tentacules. L'évolution se poursuit par l'apparition des cinq premiers saccules, de l'appareil digestif et de l'ébauche génitale. A ce stade, dit *cystidé,* la larve mesure trois à quatre millimètres. Elle grandit, toujours fixée par son pédoncule, et passe par une nouvelle et dernière phase connue sous le nom de *stade pentacrinoïde ;* les bras apparaissent ainsi que leurs plaques, bifurquent, le calice se complète, et les cinq valves orales disparaissent ; le tube anal se développe ; les nombreux tentacules de la larve cystidienne se résorbent en partie, alors que d'autres se transforment en se couchant le long des bras, avant leur bifurcation, et se soudent à eux pour fournir plus tard le canal ambulacraire. A l'intérieur du calice, tous les viscères se constituent, et l'appareil génital acquiert sa structure définitive. Les cirres apparaissent sur la face dorsale de la plaque centrale, puis le calice se sépare du pédoncule juste sous les cirres, et la comatule commence sa vie libre.

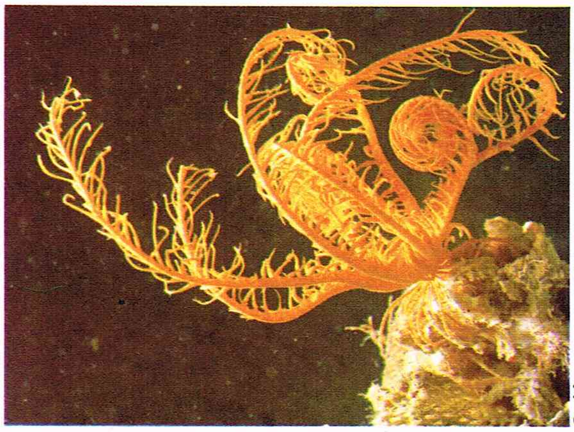
Chez de nombreuses comatules antarctiques, les œufs se développent dans des chambres incubatrices localisées à la base des bras, à la base des pinnules ou dans les pinnules mêmes. Parfois, les larves restent attachées à la face interne de la poche incubatrice jusqu'au stade pentacrinoïde ou, après une courte phase larvaire libre, restent attachées aux cirres de la mère.

Écologie

Les Crinoïdes libres, à quelques groupes qu'ils appartiennent, sont très nombreux dans les eaux tropicales, la plupart dans les récifs coralliens, mais aussi dans les eaux tempérées et froides. Ils vivent solidement accro-

chés par leurs cirres aux herbes ou Algues marines, aux roches, aux coraux branchus, leurs bras étalés horizontalement, ou dressés en coupe largement ouverte. S'ils sont détachés de leur support, la plupart nagent activement par ondulation de leurs bras. Ils se nourrissent de détritus et de petits organismes du plancton, qui viennent se coller sur leurs palpes, enduites du mucus sécrété par leurs petites papilles saillantes. Le bol alimentaire est poussé vers la bouche par les puissants courants ciliaires de la rainure ambulacraire des bras. Les Crinoïdes fixés, qui peuvent osciller sur leur base grâce à leur pédoncule articulé, se nourrissent de la même façon.

Les Crinoïdes sont souvent infestés de parasites. L'intestin d'*Antedon bifida* héberge le Protozoaire *Prorocentrus micans;* sur cette même comatule se fixe un Annélide Polychète très dégradé, *Myzostoma cirriferum,* sorte de disque mou et plat collé au Crinoïde par ses parapodes armés de crochets, et qui plonge son pharynx dans le bol alimentaire de l'hôte; on a dénombré jusqu'à plusieurs centaines de myzostomes sur une même comatule. D'autres espèces de myzostomes s'enfoncent dans le tégument, où ils provoquent la formation de galles, notamment sur les bras et les pinnules. Mais les parasites les plus remarquables sont de petits et délicats Mollusques de la famille Melanellidae, appartenant aux genres *Stylifer, Stylina, Sabaniella, Melanella;* ils perforent, avec leur trompe, le calice, les brachiales, les cirres, les pinnules, le tube anal, et l'enfoncent dans les tissus mous qu'ils dévorent. *Stylina comatulicola* s'accroche au tube anal des espèces européennes *Antedon mediterranea* et *Leptometra phalangium*. D'autres organismes vivent en commensaux



G. Mazza

◀ ***Solidement accrochés par leurs cirres aux herbes marines ou aux roches, les Crinoïdes (ici* Antedon mediterranea*) peuvent, lorsqu'ils sont détachés de leur support, nager activement par ondulation de leurs bras.***

sur divers Crinoïdes. Des Hydraires se fixent sur les cirres des *Antedon;* de petits Crustacés se réfugient sur le disque ou les bras, dont ils prennent la couleur ou l'ornementation. Mais le commensalisme le plus curieux est celui d'ophiures du genre *Ophiomaza,* qui vivent à demeure sur le disque de l'hôte, les bras moulés sur sa face dorsale; d'autres ophiures trouvent un abri parmi les bras des grands Crinoïdes.

Ordre des Comatulida

Les Articulés libres actuels sont essentiellement répartis dans l'ordre des *Comatulida*. Les Comatulida sont eux-mêmes divisés en Macrophréates et Oligophréates.

Les *Macrophréates* ont presque toujours dix bras, rarement cinq, une cavité centro-dorsale grande et profonde. A ce sous-ordre appartiennent les espèces européennes *Antedon bifida, A. mediterranea* et *Leptometra phalangium,* celle-ci d'un beau vert clair, à cirres très longs. *Heliometra glacialis* vit à partir d'une centaine de mètres dans les eaux arctiques, ainsi que *Hathrometra sarsi* qui se rencontre par bancs de milliers d'individus au large des côtes scandinaves.

Les *Oligophréates* se caractérisent par une cavité centro-dorsale petite et profonde, un tegmen plus ou moins couvert de petites plaques et, sauf exception, plus de dix bras, parfois deux cents comme *Comanthina schlegeli,* des mers tropicales. La famille **Comasteridae,** la plus importante de ce sous-ordre, fréquente dans les récifs coralliens *(Tropiometra carinata),* se trouve particulièrement concentrée en Indonésie.

Les Articulés fixés se différencient des libres principalement par la présence d'un pédoncule situé au côté aboral du cône, à contours cylindriques ou polygonaux, formé d'un grand nombre de pièces calcaires aplaties, empilées les unes sur les autres; il est parcouru par un canal axial dans lequel se prolonge la cavité générale, et où pénètrent également divers organes du calice. Ce pédoncule peut être lisse, ou porter, de place en place, sur des pièces nodales plus grandes que les autres, des groupes verticillés de cirres. L'Animal se fixe par un pédoncule pointu, simplement fiché dans le sol, ou par un pédoncule terminé par de nombreuses racines, qui s'accrochent aux pierres ou s'étalent dans la vase; l'accrochage peut se faire également par le dernier groupe de cirres verticillisés. Le pédoncule mesure jusqu'à 150 cm chez les espèces actuelles, plus de 20 m chez les formes éteintes.

Les Articulés fixés ne sont plus représentés que par environ quatre-vingts espèces. *Annacrinus wyvillethomsoni* (35 cm de haut), de couleur vert sombre, vit par bancs immenses dans des régions bien délimitées de l'Atlantique. Le petit *Rhizocrinus lofotensis,* d'au plus 7 cm de long, d'un beau jaune, se fixe dans la vase par de fines racines très ramifiées. Deux espèces de la famille **Holopidae** sont considérées comme des fossiles vivants : *Holopus rangi,* de la mer des Antilles, pourvu d'un très court pédoncule épais et sans racines; *Cyathidium foresti,* récemment découvert aux Açores, vit par 600 mètres de fond, collé directement aux anfractuosités de la roche basaltique.

Sous-classe des Inadunates

Les Inadunates *(Inadunata)*, en grande partie paléozoïques, ont une thèque rigide et, au-dessus des radiales, des plaques brachiales libres. La bouche est recouverte par des plaques calcaires. Les rainures ambulacraires, ouvertes ou fermées, sont visibles sur la face orale. Les Inadunates sont représentés de nos jours par quelques genres d'eau profonde, tous pédonculés : *Gephyrocrinus, Thalassocrinus, Ptilocrinus,* et l'espèce *Calamocrinus diomedae,* jaune, à cinq bras, fixée au fond de l'océan Pacifique par un long pédoncule dépourvu de cirres, mais muni d'un disque calcaire basal adhésif.

Sous-classe des Camérates

Le groupe des Camérates *(Camerata)* dérive probablement des Inadunates. Il a vécu de l'Ordovicien au Carbonifère supérieur. La thèque est rigide, à plaques épaisses; les plaques brachiales inférieures y sont solidement incorporées. Les rainures nutritives sont complètement closes, et forment une sorte de tuyau sous la surface du disque. Les bras sont pinnulés. Le pédoncule peut être tordu sur lui-même, de sorte que la thèque peut s'incliner dans tous les sens, ou terminé par un grappin à quatre pointes *(Ancyrocrinus),* ou non fixé, et s'enrouler alors comme une queue prenante autour des objets *(Eifelocrinus)*. La racine de *Scyphocrinus* est un gros sphéroïde creux, considéré plutôt comme un flotteur que comme un appareil d'ancrage.

Sous-classe des Flexibles

Les Flexibles *(Flexibilia)* représentent probablement un rameau détaché des Inadunates dicycliques qui vécurent de l'Ordovicien au Permien. La coupe dorsale est le plus souvent formée de trois infrabasales inégales et de cinq ou six basales; les premières brachiales y sont incorporées d'une façon souple, et au-delà des radiales, toutes les plaques sont unies également par des sutures lâches. La bouche est ouverte, et les rainures nourricières sont couvertes de plaques. Les bras, toujours unisériés, sont plus ou moins ramifiés et dépourvus de pinnules. Le pédoncule, sans cirres, est toujours cylindrique. Parmi les genres, citons *Protaxocrinus,* sans doute le plus primitif, *Sagenocrinus, Ichthyocrinus,* Animal piriforme, *Lecanocrinus,* au corps globuleux.



H. Chaumeton - Jacana

▲ *Les Holothurides sont connus sous le nom de « concombres de mer » ; ici,* **Pseudothyone furnestini** *de la famille des Sclerodactylidae (Dendrochirotes).*

ÉLEUTHÉROZOAIRES

Les Éleuthérozoaires (sous-phylum *Eleutherozoa*) sont des Animaux toujours libres, et renferment la très grande majorité des Échinodermes actuels. Ils ont des caractères communs : une symétrie pentamère définitive, des systèmes ambulacraires et nerveux presque identiques, un anus généralement opposé à la bouche. Ils comprennent quatre classes : Holothurides, Stellérides, Ophiurides et Échinides.

HOLOTHURIDES

Les Holothurides sont sans doute les plus archaïques des Échinodermes. Apparus dès le Cambrien, ils ne sont connus, à l'état fossile, mis à part quelques empreintes d'interprétation douteuse, que par leurs spicules. Mais la variété de ceux-ci est telle chez une même espèce qu'il est impossible d'adopter, pour les fossiles, la classification classique ; elle a été remplacée par une parataxinomie où cohortes, manipules et centuries remplacent les familles, genres et espèces.

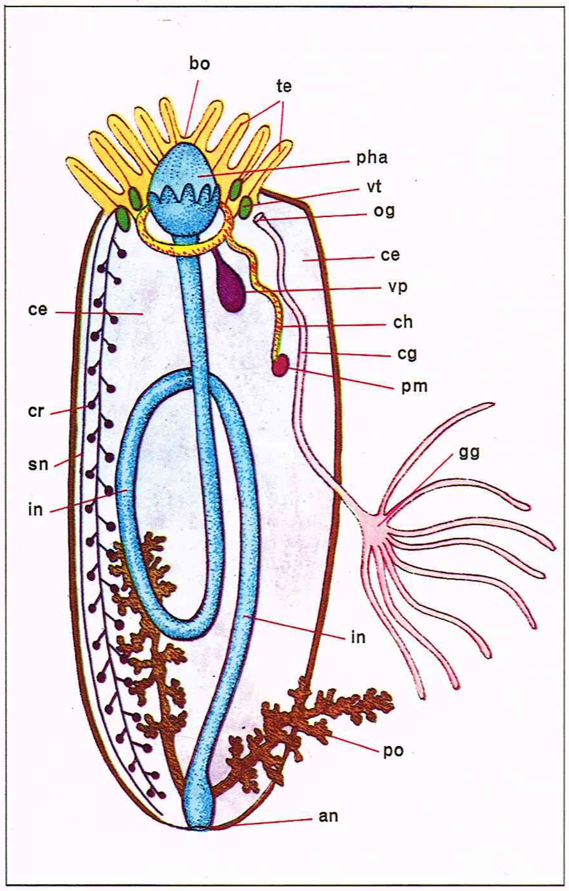
L'holothurie typique se présente comme une sorte de long boudin, ou de concombre, d'où leur nom de « concombres de mer ». La bouche, entourée de podia modifiés en tentacules, s'ouvre à une extrémité, l'anus à l'extrémité opposée. La *symétrie pentamère* est soulignée par cinq ambulacres (radius), pourvus de podia alignés en deux ou plusieurs rangs allant de la bouche à l'anus ; ils sont séparés par de larges interambulacres (interradius), nus ou couverts de podia plus ou moins dispersés. Nombre d'espèces se déplacent sur un de leurs côtés, le *trivium,* aplati ou non en sole de reptation, formé de trois radius et de deux interradius ; la face dorsale, ou *bivium,* comprend les deux autres radius et trois interradius. A cette symétrie radiaire se superpose un plan de symétrie bilatérale crinoïdien, allant de la bouche à l'anus en passant par l'interradius dorsal et le radius dorsal médian.

Le *tégument,* souvent très épais, se compose d'une couche superficielle très pigmentée et d'une couche profonde, contenant de très nombreux spicules calcaires microscopiques. Cette couche profonde, formée de gros faisceaux de fibres entrecroisées, contient, au niveau des radius, les rubans nerveux ectoneural et hyponeural. Sous le derme s'étale une mince couche de muscles circulaires. La paroi interne, délimitant un vaste cœlome, est tapissée d'un tissu conjonctif.

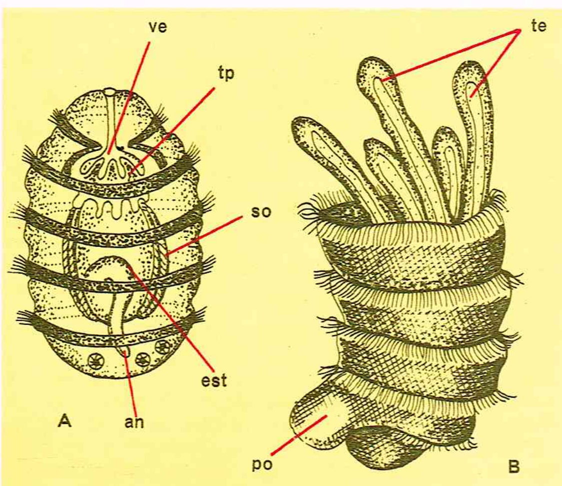
La *bouche,* généralement terminale, parfois ventrale ou dorsale, n'est qu'une simple ouverture percée au centre du péristome, et dépourvue de tout appareil masticateur ; elle est munie d'une lèvre circulaire et entourée de huit à trente tentacules. Il en part un gros pharynx, entouré d'une couronne formée de pièces calcaires radiaires et interradiaires unies entre elles d'une façon assez souple par du tissu conjonctif, ce qui lui donne une grande élasticité ; cinq gros muscles longitudinaux s'attachent aux pièces radiaires, et se poursuivent jusqu'à l'anus, accompagnés, chez les Dendrochirotes, de muscles rétracteurs du pharynx ; ces muscles servent à la contraction du corps et à l'invagination des tentacules à l'intérieur de la bouche. Le pharynx est relié par un court œsophage à un estomac peu différencié. Ce dernier est suivi d'un intestin qui descend vers le milieu du corps, remonte en tournant jusqu'au tiers supérieur, et redescend en spirale vers une vaste poche, le cloaque, qui s'ouvre à l'extérieur par un anus muni d'un sphincter.

Sur toute sa longueur, le *tube digestif* est attaché à la paroi du corps par des mésentères. Sauf chez les holothuries apodes, deux longs tubes très ramifiés, les *organes arborescents,* ou poumons, remontent du cloaque vers la bouche. Chez des Aspidochirotes, de nombreux tubes de Cuvier s'attachent à la partie supérieure du cloaque. De minuscules urnes ciliées sont isolées, ou groupées sur la paroi interne du corps ou sur les mésentères des synaptes. Le vaste cœlome est rempli d'un liquide albumineux contenant des amibocytes à propriétés phagocytaires, des cellules excrétrices bourrées de granules jaunes ou bruns, parfois des hématies d'un jaune rougeâtre.

Le *système aquifère* est comparable, à quelques variantes près, à celui des autres Échinodermes. Un canal



I.G.D.A.



I.G.D.A.

oral circulaire émet cinq branches radiaires (sauf chez les Apodidae), qui vont alimenter les ampoules pédieuses, destinées à faire saillir ou rétracter les podia ; chez les Aspidochirotes, il alimente également les ampoules tentaculaires. Une ou plusieurs *vésicules de Poli*, réservoir contractile du liquide ambulacraire, sont appendues au canal oral, ainsi qu'un ou plusieurs canaux hydrophores terminés par un petit madréporique, peu calcifié, en liberté dans la cavité générale, sauf chez les Élasipodes. Chez les Apodes, dépourvus de podia, le système aquifère est réduit à l'anneau oral et à ses appendices.

L'*appareil hémal* est bien développé. Il se compose d'un gros canal entourant le pharynx, pourvu de cinq branches longeant les canaux aquifères, et de deux lacunes principales disposées le long de l'intestin ; l'une, dite absorbante, atteint ses plus grandes complications chez les Aspidochirotes, où elle donne naissance à un réseau admirable ; l'autre, dite nourricière, va aux organes génitaux et aux podia. Ces lacunes ont des parois musculaires, et sont animées de mouvements rythmiques qui, corrélativement à ceux du corps et des poumons, font circuler le liquide hémal.

Le *système nerveux* consiste en un ruban péribuccal d'où partent, dans chaque radius, deux cordons, l'externe, ou ectoneural, à fonction sensitivo-motrice, qui innerve les podia et les organes sensoriels, l'interne, ou hyponeural, exclusivement moteur, qui innerve les fibres musculaires de la paroi du corps. Du ruban péribuccal partent également des rameaux reliés aux tentacules, à la membrane buccale et au pharynx. Les Holothurides sont dépourvues du système aboral, si développé chez les Crinoïdes.

Organes des sens. Toutes les parties du tégument, ainsi que les podia et les tentacules, sont sensibles au toucher, comme à la lumière, sans que des organes spécialisés aient pu être décelés, sauf chez les Synaptes, qui ont des taches rouge sombre à la base des tentacules. La peau des Apodes est couverte de mamelons glandulo-sensitifs, dont certains sont reliés aux poches formatrices du complexe spiculaire ancre-plaque-anchorale. Ces mamelons déterminent les orientations de l'ancre, lorsque l'Animal doit sortir du sédiment ou y rentrer ; de plus, chez ces mêmes Animaux, chaque tentacule porte, sur sa face interne, des boutons ou des cupules sensoriels, dont le rôle est d'apprécier les modifications du milieu ambiant et, peut-être, la qualité des aliments ; de même que les Élasipodes, ils s'orientent dans l'espace grâce à des statocystes, situés par paires près de l'anneau nerveux péribuccal ou répartis, au nombre de plusieurs dizaines, autour de celui-ci.

Reproduction

Les organes génitaux se composent de un ou de deux paquets de tubes, simples ou ramifiés, en suspension libre dans le cœlome. Ils sont disposés de part et d'autre du mésentère dorsal médian, ou d'une seule touffe placée à gauche ou à droite de celui-ci ; le canal excréteur débouche à l'extérieur par un simple orifice entre deux tentacules dorsaux, ou au sommet d'une papille génitale érigée à leur base, ou franchement sur le dos, comme chez les Élapisodes.

Les œufs et le sperme sont émis dans l'eau de mer, et la fécondation se produit au hasard de leur rencontre. L'œuf donne naissance à une larve nageuse, l'*auricularia,* ainsi nommée par suite de sa vague ressemblance avec une oreille humaine ; elle est munie d'une ceinture ciliaire circumorale très circonvolutionnée, délimitant une aire préorale et un champ anal. L'auricularia se transforme peu à peu, en subissant de profondes modifications, en une larve secondaire en tonnelet, la *doliolaria,* cerclée de bandes de cils transversales et parallèles, accompagnées d'une aire ciliaire à son extrémité antérieure. La transformation de la doliolaria en holothurie s'opère progressivement, pour donner un dernier stade *pentactula,* larve encore nageuse au moyen de son appareil ciliaire, mais qui possède maintenant cinq tentacules et une paire de podia postérieurs. Bientôt, les ceintures ciliaires disparaissent, la larve tombe sur le fond, où elle rampe en se tenant verticalement sur ses deux podia. Peu à peu, tous les organes définitifs apparaissent, ainsi que le squelette calcaire, les podia se multiplient, d'autres tentacules s'adjoignent aux cinq premiers, et la petite holothurie commence sa vie active.

La reproduction asexuée se produit chez quelques espèces. Chez *Ocnus planci* et d'autres Dendrochirotes, elle s'opère par division transversale du corps. Chez les Synaptes, l'Animal se fragmente en plusieurs morceaux, mais seul le fragment antérieur régénère un individu complet.

Beaucoup d'espèces d'eaux froides, surtout antarctiques, sont incubatrices. Les unes abritent leurs œufs, ou les jeunes, sous leurs faces ventrale ou dorsale. Parfois, les œufs sont retenus par une matière visqueuse ; ainsi, la femelle de *Bathyplotes tizardi,* espèce d'eau profonde, colle ses œufs sur les tentacules du mâle, où ils poursuivent leur évolution. Des *Psolus* portent sur leur dos une *cavité marsupiale,* formée d'un toit de plaques saillantes soutenues par un ou plusieurs piliers, et où les jeunes sont parfaitement à l'abri. D'autres espèces, appartenant surtout au groupe des Dendrochirotes, possèdent de un à cinq sacs qui s'ouvrent près ou autour de la bouche, et où les œufs sont pondus.

◀ ***Schéma de la structure anatomique de l'holothurie* Ocnus planci :**
bo, bouche ;
te, tentacules ;
pha, pharynx ;
vt, vésicules tentaculaires ;
og, orifice génital ;
ce, cœlome ;
vp, vésicule de Poli ;
ch, canal hydrophore ;
cg, canal génital ;
pm, plaque madréporique ;
gg, glande génitale ;
in, intestin ;
po, poumon ;
an, anus ;
sn, système nerveux ;
cr, canal radial.

◀ ***Larves d'holothuries ;***
***A,* doliolaria ;**
***B,* pentactula :**
an, anus ;
est, estomac ;
po, podia ;
so, somatocœle ;
te, tentacules ;
tp, tentacules primaires oraux ;
ve, vestibule oral.

Parfois, l'incubation a lieu dans les gonades femelles, et les jeunes passent au dehors par l'orifice génital dilaté. Les gonades de *Leptosynapta minuta*, très petite holothurie apode, des côtes d'Europe, d'au plus 8 mm de long, contiennent deux ou trois gros œufs qui, à leur maturité, passent dans le cœlome par rupture des parois des gonades; ils sont fécondés par des spermatozoïdes pénétrant à travers le tégument de la femelle; les embryons se développent dans la cavité générale, et sortent par éclatement du corps de la mère, au voisinage de l'anus. *Neocnus incubans*, qui vit par groupes de centaines d'individus sur les rameaux de l'Algue brune *Cystoseira sedoides* des côtes tunisiennes, et dont la taille ne dépasse pas 6 mm, incube ses œufs dans un marsupium dorsal dont les fentes se ferment par des sortes de boutons-pression.

Si la reproduction asexuée est rare chez les Holothurides, nombre d'espèces d'Apodes sont hermaphrodites; la maturité des ovules et des spermatozoïdes s'effectue par poussées successives; suivant la période de l'année, l'Animal est d'abord uniquement mâle ou femelle, puis les deux éléments sexuels sont mélangés, et l'un d'eux est ensuite totalement éliminé; il ne peut y avoir autofécondation, les œufs et les spermatozoïdes d'un même Animal étant mûrs à des périodes différentes.

Écologie

A part les *Pelagothuria*, certains Élasipodes pélagiques et quelques *Stichopodidae*, les holothuries sont des Animaux benthiques qui rampent sur le fond, s'enfoncent dans le sédiment, s'accrochent fortement aux roches, ou même se hissent sur des coraux branchus. Beaucoup d'entre elles, fuyant la lumière, ont une activité nocturne et mangent la nuit. Les Dendrochirotes se nourrissent de plancton et de particules en suspension; les autres holothuries raclent le sol avec leurs tentacules, avalent le sable, la vase avec les détritus et les micro-organismes qu'ils contiennent, et qui se collent à la substance visqueuse que sécrètent les glandes muqueuses des tentacules; l'un de ceux-ci pénètre dans la bouche, et l'Animal le suce comme le ferait un enfant de son doigt enduit de confiture; il est alors rejeté brusquement, et un autre prend sa place; ces mouvements alternés de succion et de rejet se succèdent sans interruption. Lorsque l'holothurie ingurgite du sable, il n'est pas rare de voir le tentacule sucé se rabattre sur la bouche pour l'obturer, et s'opposer ainsi à la sortie des aliments.

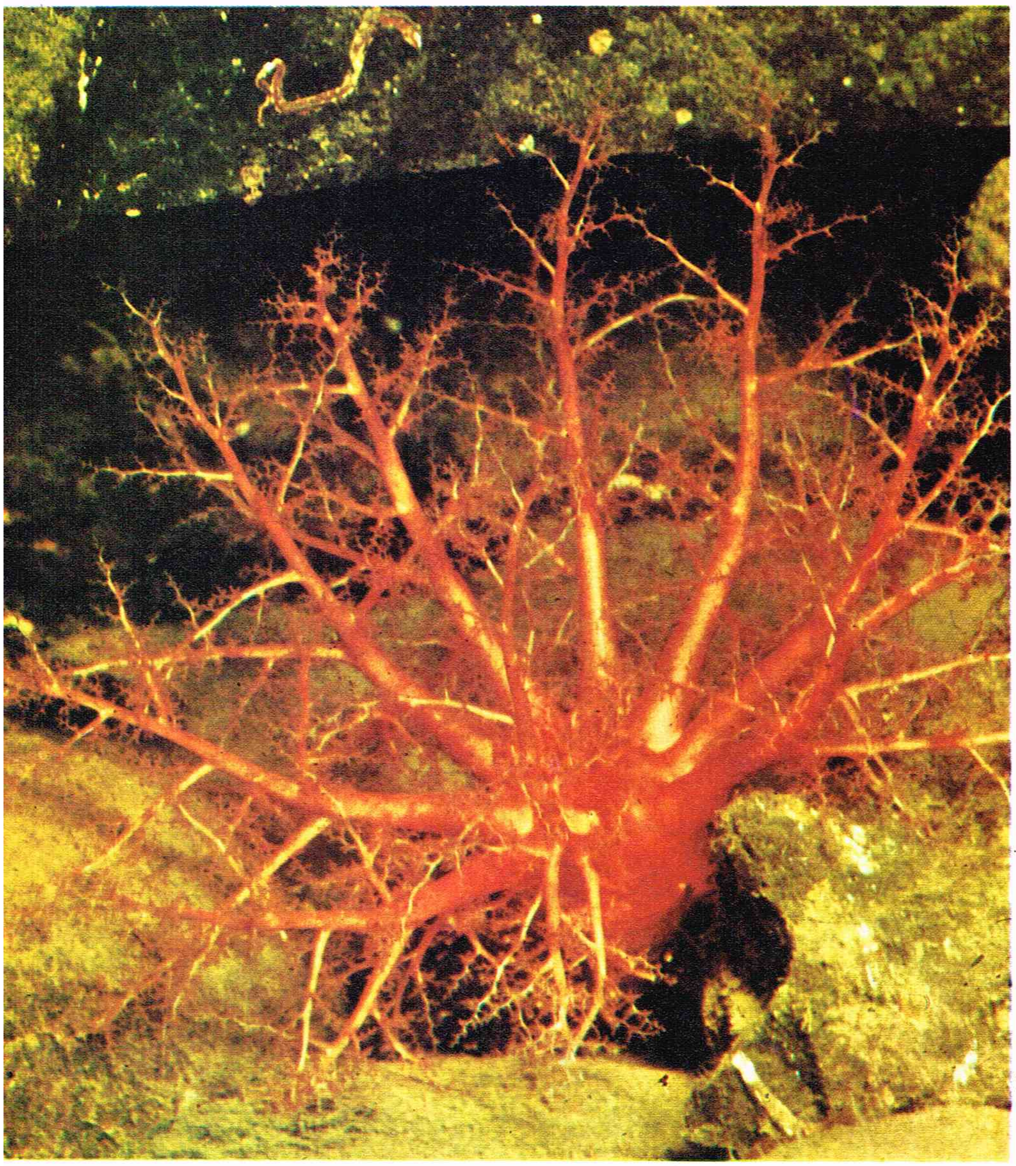
L'holothurie respire par tout le tégument, les tentacules, les podia, mais surtout par les « poumons » chez les espèces qui en possèdent. L'eau qu'ils renferment est, rythmiquement, expulsée brusquement par l'anus; puis, les poumons se remplissent à nouveau par de petites pulsations rapides. Ces organes respiratoires jouent aussi un grand rôle dans la statique de l'holothurie; l'allongement du corps se produit par le relâchement de la musculature et par la pénétration de l'eau dans les poumons, d'où une dilatation de la cavité générale; au contraire si elle est provoquée, l'holothurie rejette toute l'eau de ses poumons, elle rentre ses tentacules, ses podia, contracte ses muscles et se ratatine en prenant la rigidité d'un corps solide. Les poumons servent également d'organes d'évacuation des déchets, sous forme de granules brunâtres, ou de cristaux losangiques qui ressemblent beaucoup à ceux de l'acide urique.

Le tégument et les organes de Cuvier des holothuries sont toxiques, aussi bien pour de petits Animaux que pour des Crustacés ou de petits Poissons. Les diverses toxines, variables selon les espèces, ont reçu le nom général d'holothurines. Une bouillie noirâtre d'*Holothuria atra*, répandue dans les cuvettes ou dans des eaux calmes, étourdit les Animaux qui, plus ou moins anesthésiés selon leur taille, n'opposent plus aucune résistance à leur capture à la main. Une trentaine d'holothuries de l'aire indo-pacifique servent à la confection du trépang, mets fort prisé des Orientaux qui lui attribuent des propriétés aphrodisiaques dues, peut-être, à la présence de ces holothurines.

Les holothuries hébergent de très nombreux parasites et commensaux : Protozoaires ciliés et Diatomées dans les poumons, Grégarines dans le liquide cœlomique, Métazoaires enfoncés dans la peau des Synaptes. Les Mollusques *Stylifer*, logés à l'intérieur ou sur la peau, présentent souvent un haut degré de dégradation. Des Polychètes et de petits Pycnogonides, revêtant souvent la livrée de leur hôte, s'abritent entre les verrucosités dorsales des Aspidochirotes. Des Copépodes et autres Crustacés s'insinuent dans le cloaque, l'œsophage. Le commensal le plus inattendu est un Poisson, mince et étroit, du genre *Carapus*, d'environ 15 cm de long, qui vit dans les poumons des grandes espèces, et ne quitte son hôte que pour se nourrir, la nuit, de petits Crustacés.

Les holothuries se répartissent en trois sous-classes : *Dendrochirotacea, Aspidochirotacea, Apodacea.*

▼ *Caractérisés par leurs tentacules arborescents, les Dendrochirotes de la famille des Cucumariidae* (Stereoderma miniata) *vivent dans les anfractuosités des roches, fuyant la lumière.*



J.H. Tashjian

Sous-classe des Dendrochirotes

Les Dendrochirotes *(Dendrochirotacea)* se divisent en deux ordres : *Dendrochirotida* et *Dactylochirotida*.

Ordre des Dendrochirotida

Les Dendrochirotida se reconnaissent à leurs dix à trente tentacules arborescents, lesquels sont dépourvus d'ampoules tentaculaires. Le tégument est lisse, sauf chez les Psolidae, où il peut être recouvert de plaques calcaires imbriquées. Les podia sont répartis sur les radius, mais aussi parfois dispersés sur les interradius *(Thyone, Phyllophorus)*. La couronne calcaire est formée de radiales et d'interradiales entières, ou constituées de petites pièces assemblées en mosaïque; elle est simple ou prolongée postérieurement par des

processus de longueur variable. Les muscles radiaires sont simples, ainsi que les muscles rétracteurs du pharynx. Les gonades se disposent en deux touffes de chaque côté du mésentère dorsal. Les poumons sont bien développés, mais il n'existe jamais de tubes de Cuvier. Le mésentère de la boucle inférieure de l'intestin est situé dans l'interradius ventral droit ou gauche. Les spicules du tégument prennent les formes les plus variées : grandes plaques et boutons lisses ou noduleux, délicates corbeilles, ellipses fenestrées, tourelles à deux ou quatre piliers.

L'ordre comprend les principales familles Cucumariidae, Colochiridae, Psolidae, Thyonidae, toutes à dix tentacules, Sclerodactylidae (dix à vingt tentacules), Phyllophoridae (quinze à trente tentacules répartis en plusieurs cercles).

Ocnus planci, de la famille **Cucumariidae,** belle espèce brun-rouge à cinq radius saillants, est abondante partout sur les côtes de France; *Ocnus montagui* vit dans les anfractuosités des rochers des côtes bretonnes, tandis que la petite *Ocnus lactea* se trouve souvent à l'intérieur des grosses Éponges.

Les **Colochiridae** sont surtout communs dans les eaux tropicales, mais deux espèces, *Trachythyone tergestina* et *T. elongata,* au corps incurvé en V plus ou moins ouvert, existent en Méditerranée.

Les **Psolidae,** à face dorsale couverte de grandes plaques imbriquées, dont l'anus et la bouche, situés au sommet d'éminences coniques, sont souvent fermés par des valves, rappellent certaines ascidies; *Psolus phantapus* et *Psolus valvatus* sont des espèces boréales; *Psolidium complanatum,* du golfe de Gascogne, se reconnaît à la présence de podia logés entre les plaques de la face dorsale.

Parmi les espèces européennes de la famille **Sclerodactylidae,** signalons *Pseudothyone raphanus,* à corps effilé, incurvé, dont les podia sont répartis sur tout le corps, sauf sur la petite queue qui le termine.

Les **Thyonidae** sont couverts de podia, et les radius sont souvent peu ou pas discernables; la couronne calcaire est prolongée par de longues queues radiaires, l'ensemble étant fait d'une mosaïque de petites pièces; *Thyone fusus* est très répandu en Méditerranée, alors que *Havelockia inermis* y est assez rare.

Les **Phyllophoridae** portent de quinze à trente tentacules, disposés en deux ou trois cercles alternés autour de la bouche, au corps couvert de podia; ils ont une couronne calcaire simple, mosaïquée, ou pourvue de queues radiaires; *Neopentadactyla mixta* est très répandue sur les côtes occidentales d'Europe, *Phyllophorus urna,* en Méditerranée.

Ordre des Dactylochirotida

Les Dactylochirotida diffèrent de l'ordre précédent *(Dendrochirotida)* en ce que leurs huit à trente tentacules ne sont pas ramifiés, mais simplement digités, et en ce que leur corps est couvert de petites plaques imbriquées. La couronne calcaire est simple, sans prolongements postérieurs. On compte principalement trois familles : **Rhopalodinidae** (très incurvés ou en forme de bouteille à long goulot étroit), **Ypsilothuriidae** (*Ypsilothuria talismani,* de l'Atlantique) et **Vaneyellidae.**

Sous-classe des Aspidochirotes

Les Aspidochirotes *(Aspidochirotacea)* ont généralement la forme de gros boudins, leurs podia sont alignés sur les radius ou disposés sur tout le corps. Les tentacules, au nombre de vingt à trente, sont peltés et pourvus de longues ampoules tentaculaires, sauf chez les Synallatidae. Il n'y a pas de muscles rétracteurs du pharynx; chaque muscle longitudinal est simple ou bifide. Les gonades se composent d'une unique touffe de tubes attachée à l'interradius ventral droit, de deux touffes chez les Stichopodidae de part et d'autre de ce mésentère; dans cette dernière famille, le trivium est aplati en une sole ventrale qui accentue la nette symétrie bilatérale des Aspidochirotes. Les spicules sont des tourelles, des boutons, des trépieds aux fines ramifications. Les Aspidochirotes se divisent en deux ordres : *Aspidochirotida* et *Elasipodida.*



A. Margiocco

▲ ***Éleuthérozoaires vermiformes, les holothuries* (Ocnus planci) *rampent sur un de leurs côtés appelé* trivium.**

Ordre des Aspidochirotida

Les Aspidochirotida, comme *Holothuria tubulosa,* des côtes d'Europe, ont des organes respiratoires et le mésentère de la boucle postérieure de l'intestin attaché à l'interradius droit; *H. mammata,* de Méditerranée, possède des tubes de Cuvier; *H. forskali* est une espèce molle aux podia blancs tranchant sur le tégument vert foncé; *Stichopus regalis* a le corps aux flancs aplatis, bordés d'une frange de grosses papilles.

Ordre des Elasipodida

Les Elasipodida forment un groupe d'holothuries d'eau profonde, d'aspect bizarre et varié. Leurs corps est muni d'une sole ventrale, aplatie, et très distincte de la face dorsale bombée; celle-ci est pourvue de papilles coniques très grandes (*Oneirophanta mutabilis,* de l'Atlantique), et le corps est souvent frangé d'un voile permettant une nage active au-dessus du fond (*Benthodytes typica,* des îles Canaries et des Açores). Les **Psychropotidae** sont munis d'une énorme queue, aussi longue que le corps lui-même, sorte de panache qui s'élève au-dessus de l'Animal quand il se déplace. Quelques rares espèces, comme *Pelagothuria bouvieri,* de l'Atlantique, sont pélagiques et peuvent être facilement confondues avec des méduses. Les Élasipodides n'ont pas de poumons.

▼ ***Les Holothurides présentent un tégument épais, coriace, sur lequel les corpuscules calcaires, ou spicules, sont nombreux.***



A. Margiocco

▶ *La couleur des étoiles de mer est souvent très vive, comme on peut le voir chez cet* **Echinaster sepositus.**



A. Margiocco

Sous-classe des Apodes

Les Apodes *(Apodacea)* ont des tentacules simples, digités ou pinnés. Les podia sont absents, ou présents sous forme de papilles anales. On n'observe pas d'introvert ni de muscles rétracteurs. Les spicules se présentent sous forme d'ancres reposant sur des plaques anchorales, de baguettes fusiformes, de roues et de corps sigmoïdes. Les Apodes se divisent en Apodida et en Molpadida.

Ordre des Apodida

Les Apodida au corps cylindrique, vermiforme, sont entièrement dépourvus de podia, n'ont ni organes respiratoires ni papilles anales; leurs spicules sont essentiellement des ancres et des plaques. Sur les côtes d'Europe, *Labidoplax digitata* et *Leptosynapta inhaerens* vivent enfoncées dans la vase ou dans le sable grossier; la minuscule *Leptosynapta minuta,* originaire de la mer du Nord, se trouve également en Méditerranée, dans le sable à amphioxus. *Myriotrochus rincki,* espèce boréale, a des spicules en forme de roue.

Ordre des Molpadida

Les Molpadida, à corps fusiforme pourvu d'un étroit prolongement caudal (*Molpadia musculus*, de Méditerranée), possèdent des organes respiratoires, et l'anus est entouré de quelques papilles; les spicules du tégument, qui ne prennent jamais la forme d'une roue, sont des tourelles à haute flèche, à base toujours largement perforée, des plaques spatulées, ceux de la queue étant de longs bâtonnets perforés au centre.

STELLÉRIDES

Les Stellérides *(Stelleroidea)*, ou étoiles de mer, se présentent comme des êtres à cinq bras disposés régulièrement en étoile autour d'un disque qui renferme les organes essentiels de l'Animal. Mais le nombre de bras peut atteindre la cinquantaine chez des espèces exotiques ou abyssales; ils peuvent être étroits et très longs, entourant un disque très réduit *(Brisinga)* ou, au contraire, devenir très larges et très courts jusqu'à faire prendre à l'Animal une forme pentagonale, voire globuleuse *(Culcita)*. La face dorsale du disque et des bras est nue, couverte de granules, de longs piquants, de petits piquants groupés ou non en. paxilles, ou d'énormes tubercules coniques *(Oreaster)*. Mais quels que soient leur aspect et leur ornementation, tous ces Animaux sont construits selon un même plan, avec des variantes plus ou moins importantes selon les groupes.

L'Animal rampe sur sa face ventrale; la bouche est située dans une dépression centrale. De cette bouche partent cinq gouttières radiaires qui se prolongent jusqu'à l'extrémité des bras, où s'alignent des podia sur deux ou quatre rangs, podia pourvus ou non de ventouses. L'intérieur de chaque gouttière est pavé de plaques ambulacraires, percées pour le passage du canal qui relie les podia à leur vésicule interne; des plaques adambulacraires la bordent des deux côtés; elles portent plusieurs petits piquants mobiles, capables de se rabattre sur elles pour protéger les podia. Près de la bouche, ce squelette se modifie; les dernières plaques ambulacraires et adambulacraires forment deux grosses pièces accolées, bordées de piquants, les *dents*.

Ainsi la bouche est pourvue de cinq dents qui ne servent pas à la mastication, mais jouent un rôle protecteur et aident à l'ingestion des proies. Sur les côtés des bras, des plaques inframarginales et supramarginales sont souvent munies de granules ou de piquants.

Théoriquement, le côté dorsal du disque est composé d'une plaque centro-dorsale entourée d'un cercle de plaques polygonales, cinq radiales et cinq interradiales primaires. De nombreuses petites plaques s'intercalent dans ce système, couvrent le reste du disque, et séparent les plaques marginales des bras par des lignes médianes constituées de plaques radiaires secondaires. Entre les plaques du disque, sur la face ventrale ou dorsale des bras, se trouvent des orifices où passent de petits tubes en doigt de gant, les *papules,* expansions de la paroi interne, à fonction respiratoire. Les papules manquent chez les Porcellanasteridae, où leur rôle est joué par des organes cribriformes faits de lames vibratiles disposées comme les feuilles d'un livre, et intercalées en petit nombre entre les plaques marginales de la base des bras. L'une des plaques du disque, dite madréporique, plus grande que les autres et toujours située dans un interradius, est constituée par de fines lamelles verticales, criblées de trous microscopiques, disposées comme les rayons d'une roue ou comme les septes d'un madrépore. Parfois, presque au milieu du disque, se trouve un minuscule anus situé, lui aussi, en position interradiaire. La présence du madréporite crée, en plus de la symétrie radiaire, une symétrie bilatérale : l'Animal peut être partagé en deux moitiés égales, selon un plan passant par le milieu du madréporite et du bras opposé à celui-ci. Souvent, les pièces squelettiques du disque et des bras sont cachées par une peau noduleuse, épineuse ou lisse. Chez les Astropectinidae, chaque plaque porte une *paxille,* petite colonne érigée, et terminée par un ou plusieurs petits piquants mobiles.

Comme les Échinides, bien des astéries possèdent des *pédicellaires* situés en divers endroits du corps. On distingue des pédicellaires valvulaires, directement articulés sur le test, des pédicellaires en salière, dont les deux valves se rabattent dans de petites logettes, des pédicellaires droits et des pédicellaires croisés; ceux-ci sont disposés en nombre considérable sur les piquants d'espèces européennes, telle *Marthasterias glacialis.*

La bouche de l'étoile de mer est percée au centre d'une membrane péristomienne; elle est munie d'un sphincter et simplement entourée des piquants des dents. Il en part un large et court œsophage, qui débouche dans un vaste estomac divisé par une constriction circulaire en deux compartiments, oral et aboral. Un très court intestin est suivi d'un rectum, s'ouvrant au dehors par un minuscule anus généralement non fonctionnel; il n'y a ni intestin, ni anus chez les Porcellanasteridae et les Luidiidae; quelques Astropectinidae ont un intestin, mais pas d'anus. La partie dorsale de l'estomac émet cinq diverticules, les cæcums brachiaux, qui bifurquent et s'étendent dans les bras jusqu'aux trois quarts de leur longueur; leurs parois, très plissées, présentent une surface considérable; seuls, les produits solubles de la digestion pénètrent dans ces cæcums, riches en acides aminés mis en réserve sous forme d'albumine pour servir, le moment venu, à la formation des produits sexuels.

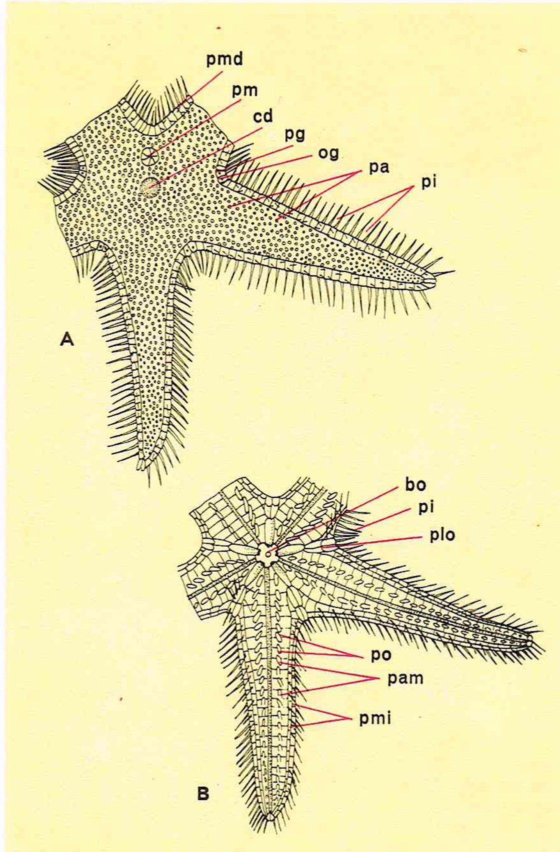
Il y a cinq paires de gonades; ce sont des glandes massives, localisées à la base des bras, ou de petits cordons de petites glandes, échelonnées sur les deux côtés des bras; elles débouchent à l'extérieur par un ou plusieurs orifices situés dans les angles interradiaires.

L'*appareil aquifère,* conforme dans l'ensemble au plan général des Échinodermes, présente deux particularités intéressantes, dont l'une se rencontre chez quelques espèces d'Échinides et chez la plupart des Holothurides. L'anneau oral, d'où sortent cinq canaux radiaires qui occupent le fond des gouttières ambulacraires et alimentent les podia, porte quatre vésicules de Poli, chacune logée entre deux bras, grosses vessies piriformes appendues par un long pédoncule creux; elles jouent un rôle équilibrateur du système ambulacraire en se gonflant et en se vidant d'eau.

Dans chaque interradius, sur le côté interne du canal ambulacraire, sont disposées deux petites masses irrégulières, appelées *corps de Tiedemann,* faites de tubes groupés fortement colorés, organes à sécrétion interne, analogues sans doute à la glande axiale des Crinoïdes.

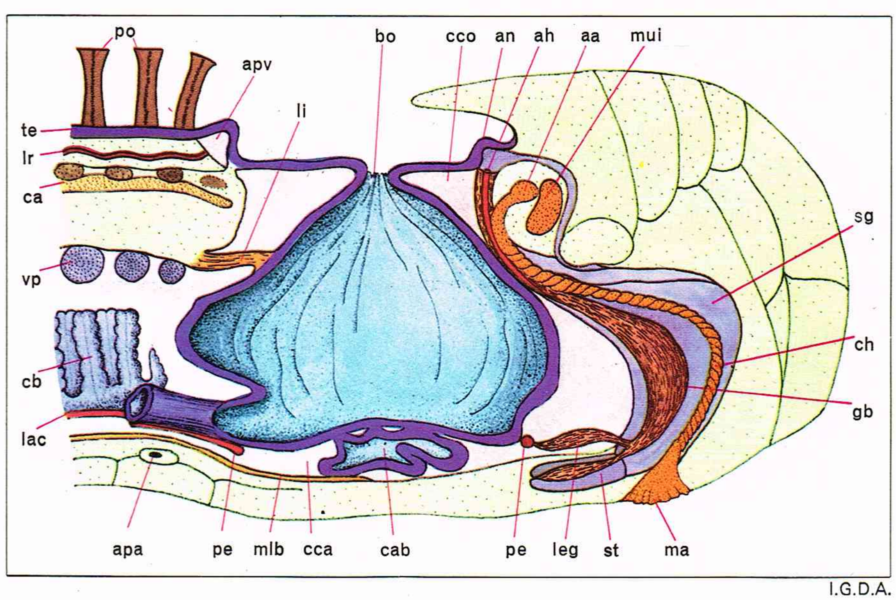
Très complexe, le *système hémal* est fait de lacunes creusées dans du mésenchyme; il se compose essentiellement d'une lacune orale, de cinq lacunes radiaires d'où partent des lacunes transverses et pédieuses; d'une lacune aborale et de cinq lacunes génitales; d'une lacune axiale qui donne le plexus lacunaire de la *glande brune;* celle-ci, creusée de cavités séparées par des cloisons de tissu conjonctif, riche en amibocytes, exerce sans doute une fonction excrétrice.

Le *système nerveux,* peu différencié, aux cellules éparses, est remarquablement diffus. Cependant, on distingue deux systèmes : l'un, ectoneural, sensitivo-moteur, fait d'un anneau péribuccal d'où partent cinq troncs nerveux, un pour chaque bras, occupant le fond des rainures ambulacraires; l'autre, hyponeural, représenté par cinq rubans qui se réunissent en étoile au

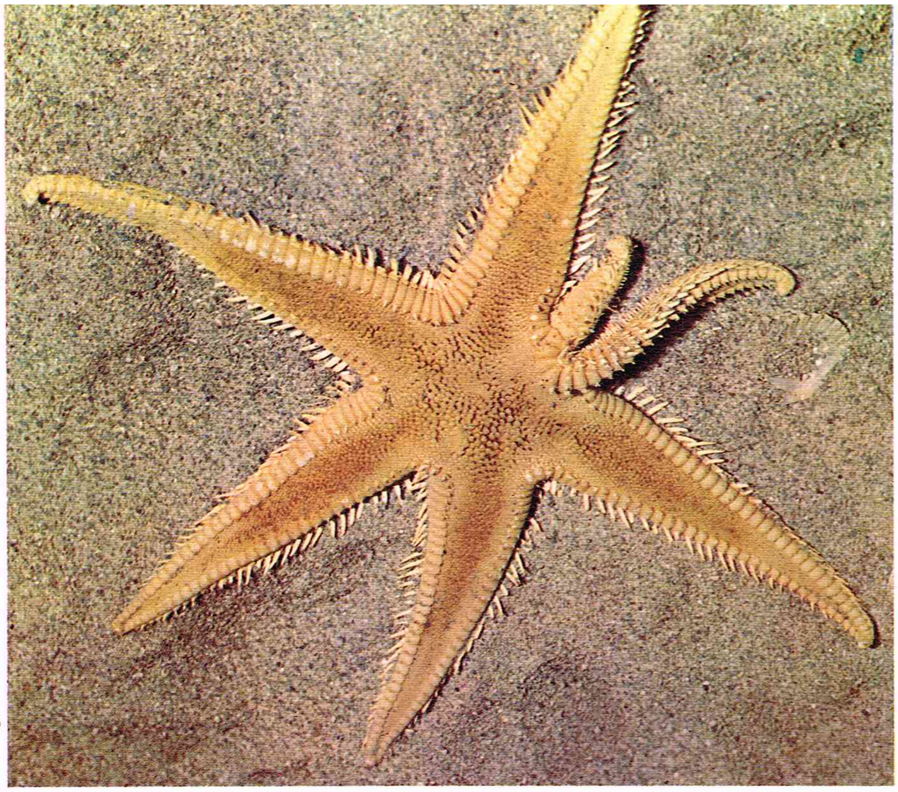


◀ Schémas des diverses structures internes de l'étoile de mer Astropecten aurantiacus, vue par la face aborale (A) et par la face orale (B) : *pmd, plaques marginales dorsales; pm, plaque madréporique; cd, centre dorsal; pg, plaque génitale; og, orifice génital; pa, paxilles; pi, piquants; bo, bouche; plo, plaques orales; po, podia; pam, plaques ambulacraires; pmi, plaques marginales inférieures.*

▼ Coupe sagittale d'une astérie : *po, podia; apv, anneau périhémal ventral; li, ligament; bo, bouche; cco, cavité cœlomique orale; an, anneau nerveux oral; ah, anneau hémal oral; aa, anneau ambulacraire oral; mui, muscle interradial; sg, sinus glandulaire; ch, canal hydrophore; gb, glande brune; ma, madréporite; st, sinus terminal, leg, lacune efférente de la glande brune; pe, coupe du pentagone hémal; cab, cæcum aboral; cca, cavité cœlomique aborale; mlb, muscle longitudinal du bras; pe, pentagone hémal; apa, anneau périhémal aboral; lac, lacune absorbante des cæcums brachiaux; cb, cæcums brachiaux; vp, vésicule pédieuse; ca, canal ambulacraire radiaire; lr, lacune hémale radiale; te, tégument.*



I.G.D.A.

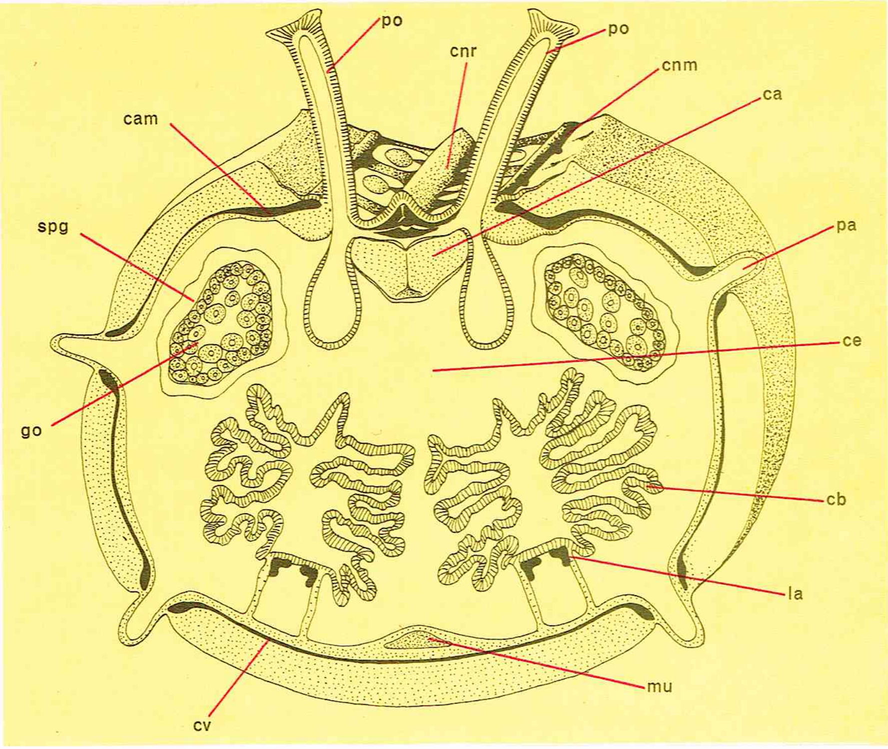


A. Margiocco

▲ *Régénération chez* **Astropecten sp.**
▼ *Coupe à travers un bras d'une astérie, passant par une paire de podia (po) : cnr, cordon nerveux radiaire recouvrant le sinus hyponeural; cnm, cordon nerveux marginal recouvrant le sinus marginal; ca, canal ambulacraire radiaire; pa, papule; ce, cœlome brachial; cb, cæcums brachiaux; la, lacune absorbante; mu, muscle longitudinal du bras; cv, cavité intertégumentaire; go, gonades; spg, sinus périgonadique; cam, canal du sinus marginal et de la cavité intertégumentaire.*

centre de la paroi dorsale, et innervent les organes génitaux.

Les *organes des sens,* sauf un, sont aussi peu développés que différenciés. Des cellules neuro-sensorielles sont dispersées sur toute la surface du corps et connectées à un plexus nerveux sous-épidermique; elles sont particulièrement abondantes sur toute la face dorsale, sur le disque des podia, à la base des piquants et des pédicellaires, dans la région ambulacraire, sur les côtés et la face orale du tentacule terminal brachial, ce dernier, à fonction probablement tactile, portant à sa base une tache rouge située sur une saillie; elle est formée de nombreuses cupules pigmentées, dont la cavité renferme une gelée incolore, sorte de corps vitré. L'ensemble, recouvert d'une membrane sous laquelle on voit souvent un pseudo-cristallin, est relié à un système de neurofibrilles en rapport avec le système nerveux central. Cet organe photo-récepteur ne semble cependant percevoir ni la forme, ni les mouvements des objets, mais seulement les différences d'éclairement, également perçues par les podia et la face dorsale de l'Animal.



I.G.D.A.

Reproduction

Aucun signe extérieur ne permet de distinguer les sexes. Chez la plupart des Stellérides, la reproduction est externe. Les œufs, fécondés, donnent d'abord une larve ciliée nageuse, la *bipinnaria,* qui se transforme en *brachiolaria.* Elle ne diffère de la première que par l'acquisition d'un appareil fixateur, constitué de trois longs tubes et muni de papilles et d'une ventouse adhésive qui fait saillie au milieu de la base des tubes. La *brachiolaria* se métamorphose graduellement en une étoile parfaitement constituée. Chez d'autres astéries, telle *Asterina gibbosa,* les gros œufs, rouge à orangé, sont collés côte à côte sur les pierres par leur enveloppe gélatineuse; la larve qui en éclôt n'est plus nageuse, mais rampe sur le fond à l'aide d'une énorme ventouse, le lobe préoral; la petite astérie se forme en même temps que l'organe larvaire subit une atrophie progressive. Le développement d'autres espèces d'eau froide s'effectue sur le corps de la mère; les œufs séjournent dans une cavité incubatrice, formée sur le dos du disque et des bras, ou par les paxilles, les piquants rabattus pour constituer une sorte de panier, une membrane soutenue par ces piquants *(Leptasterias);* parfois, les jeunes sont fixés à la face ventrale par un pédoncule, ou élevés dans les diverticules de la première partie de l'estomac *(Asterias groenlandica). Henricia sanguinolenta* soulève son disque, et rapproche ses bras pour constituer une sorte d'abri incubateur. Quelques espèces sont hermaphrodites, avec ou sans autofécondation. La reproduction asexuée est très répandue; *Coscinasterias tenuispina,* espèce méditerranéenne ayant de six à neuf bras, se coupe en deux par une section médiane en travers du disque, les deux moitiés régénérant un Animal entier en quelques semaines. Chez les *Linckia,* l'étoile se sépare d'un ou de plusieurs bras près du disque; ceux-ci bourgeonnent de nombreux mamelons qui régénèrent un disque et des bras, l'Animal passant par une forme typique en comète.

Écologie

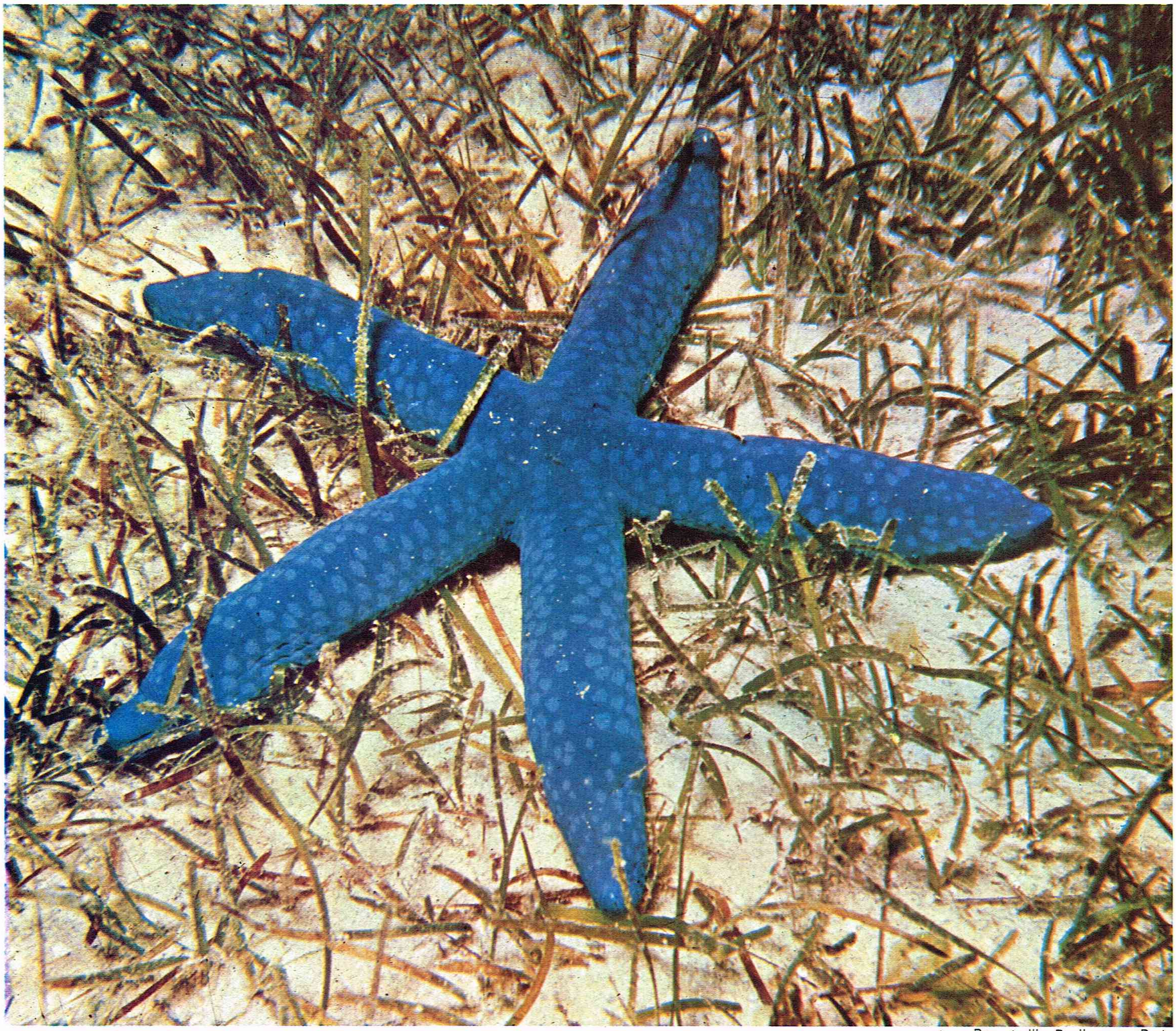
Les étoiles de mer habitent toutes les mers, aussi bien le long des côtes que dans les abysses. Elles vivent sur ou sous les rochers, les Algues, plus ou moins enfoncées dans le sable ou la vase. La plupart sont carnivores, s'accommodant de toutes sortes d'aliments, morts ou vivants, Crustacés, Échinodermes, Poissons, Cœlentérés, et surtout de Mollusques. *Asterias rubens* enserre une moule ou une huître avec ses bras, et, par des tractions continues des podia qui tirent en sens inverse, écarte les valves, dévagine son estomac, et l'introduit dans le bivalve. *Marthasterias glacialis* s'attaque aux gros oursins. Des espèces aux podia dépourvus de ventouse absorbent en grand nombre de petites corbules *(Astropecten africanus)* ou des coquilles pouvant dépasser six centimètres *(Luidia).* D'autres se nourrissent de particules microscopiques qui sont agglutinées par du mucus et transportées vers la bouche par les courants des rainures ambulacraires et les mouvements des podia.

De nombreux commensaux et parasites infestent les astéries : Protozoaires Ciliés, Cténophores, Copépodes, Anatifes, Amphipodes, les Annélides Polychètes *Achloe astericola* et *Harmathoe lunulata,* circulant dans les gouttières ambulacraires des *Astropecten* et des *Luidia,* mais aussi surtout des Mollusques des genres *Thyca, Melanella, Stylifer;* ils présentent des signes de dégénérescence très prononcés, n'ont pas de radule, et vivent la trompe enfoncée dans le tégument de l'hôte.

Les Stellérides se divisent en deux sous-classes : *Somasteridea* et *Asteroidea.*

Sous-classe des Somasteridea

Les Somasteridea forment un groupe archaïque d'étoiles fossiles disparues à l'Ordovicien, sauf une espèce, *Platasterias lateradiata,* de la côte ouest de l'océan Pacifique, considérée comme un fossile vivant. Ce sont des Animaux plats à petit disque, aux bras pétaloïdes resserrés à la base, dont le squelette forme des axes transverses; les podia sont dépourvus de ventouse, il n'y a ni pédicellaires, ni anus, et le madréporite est marginal.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Linckia laevigata,**
belle étoile de mer aux longs bras cylindriques, habite les mers bordant le Queensland (Australie).

Sous-classe des Asteroidea

Les Asteroidea comprennent cinq ordres : *Platyasterida* (fossiles), *Phanerozonida, Spinulosida, Euclasterida* et *Forcipulatida*.

Ordre des Phanerozonida

Les Phanerozonida sont caractérisés par deux rangs de plaques marginales très apparentes, bordant les cinq bras et le disque ; la face dorsale est souvent couverte de paxilles, entre lesquelles s'insèrent des papules ; les podia, disposés en deux rangs, sont pourvus ou non de ventouse ; les pédicellaires, quand ils existent, sont du type pectiné ou valvulaire.

Les espèces du sous-ordre *Cribellosina* renferment des espèces d'eau profonde *(Porcellanaster sladeni)* aux organes cribriformes, aux podia sans ventouse, mais dépourvues d'intestin et d'anus.

Celles du sous-ordre *Paxillosina* possèdent le plus souvent un intestin et un anus, mais sont dépourvues d'organes cribriformes, à l'exception des **Goniopectinidae** qui, semblables d'aspect aux *Cribellosina,* en ont de rudimentaires, et sont pourvues d'un intestin et d'un anus. L'une des familles les plus importantes de l'ordre, les **Astropectinidae,** renferme un nombre considérable d'espèces au corps bordé de plaques marginales très développées, couvertes de piquants ou de granules *(Astropecten aurantiacus, A. irregularis),* rarement nues. Les **Luidiidae** en diffèrent par leurs longs bras étroits bordés de piquants, l'absence de plaques marginales dorsales, remplacées par une rangée de paxilles (*Luidia ciliaris, L. sarsi,* des côtes de France).

Le sous-ordre *Notomyotina* n'est connu que par la seule famille **Benthopectinidae,** Animaux d'eau profonde à bras étroits, flexibles, bordés de plaques ovales épineuses ; les podia possèdent une petite ventouse. Elle se différencie des autres familles par deux bandes musculaires qui s'étendent du commencement à l'extrémité des bras, si bien que ceux-ci peuvent se mouvoir tant dans un plan horizontal que vertical *(Benthopecten armatus, Pontaster tenuispinus)*.

Le sous-ordre *Valvatina* comprend le reste des familles dont les podia se terminent habituellement par une ventouse ; l'une des plus importantes, les **Goniasteridae,** se compose d'Animaux au corps pentagonal, bordé de plaques épaisses et couvertes de granules ; le squelette dorsal est formé de grandes plaques polygonales granuleuses, entre lesquelles se montrent des papules isolées *(Ceramaster placenta)*. Les **Oreasteridae** sont



D. Faulkner



▲ **Protoreaster nodosus,** *des mers de Nouvelle-Calédonie, dont le disque et les bras portent d'énormes tubercules coniques.*

des espèces tropicales, à squelette réticulé, dans les mailles duquel se trouvent des aires papulaires; les bras peuvent être bien développés, et porter, ainsi que le disque, d'énormes tubercules coniques *(Oreaster nodosus, Protoreaster lincki)* ou pratiquement absents, l'Animal prenant l'aspect d'un pentagone très bombé, recouvert seulement de granules *(Culcita schmideliana).* Les **Linckiidae,** famille également tropicale, ont un petit disque, de longs bras cylindriques flexibles, des plaques marginales réduites et peu visibles, une surface lisse ou verruqueuse *(Linckia laevigata, L. multifora).* La famille **Poraniidae** est représentée, en Europe, par *Porania pulvillus* et *Poraniomorpha hispidus.*

Ordre des Spinulosida

L'ordre des Spinulosida, très proche des Phanerozonida, s'en distingue par des plaques marginales généralement peu visibles. Les faces ventrale et dorsale sont couvertes d'épines, groupées parfois en pseudo-paxilles; les podia, munis d'une ventouse, sont répartis en deux rangées; les papules sont visibles souvent sur les deux faces, et les pédicellaires sont rarement présents. Sur nos côtes, la famille **Asterinidae** est représentée par deux espèces très communes : *Asterina gibbosa,* aux bras peu développés, *Anseropoda membranacea,* au corps pentagonal mince et aplati.

Echinaster sepositus et *Henricia sanguinolenta,* au petit disque pourvu de cinq longs bras arrondis, portent, la première, des papules localisées sur la face dorsale, la seconde, sur les deux faces; elles appartiennent à la famille **Echinasteridae.**

La famille **Acanthasteridae** est connue, dans les eaux tropicales, par *Acanthaster planci,* espèce à quinze bras pouvant atteindre trente centimètres de diamètre couverte d'une forêt de forts piquants pointus lui ayant valu la dénomination de « coussin de belle-mère »; cette astérie, d'une voracité extraordinaire, détruit les récifs coralliens en broutant les parties molles des Madrépores.

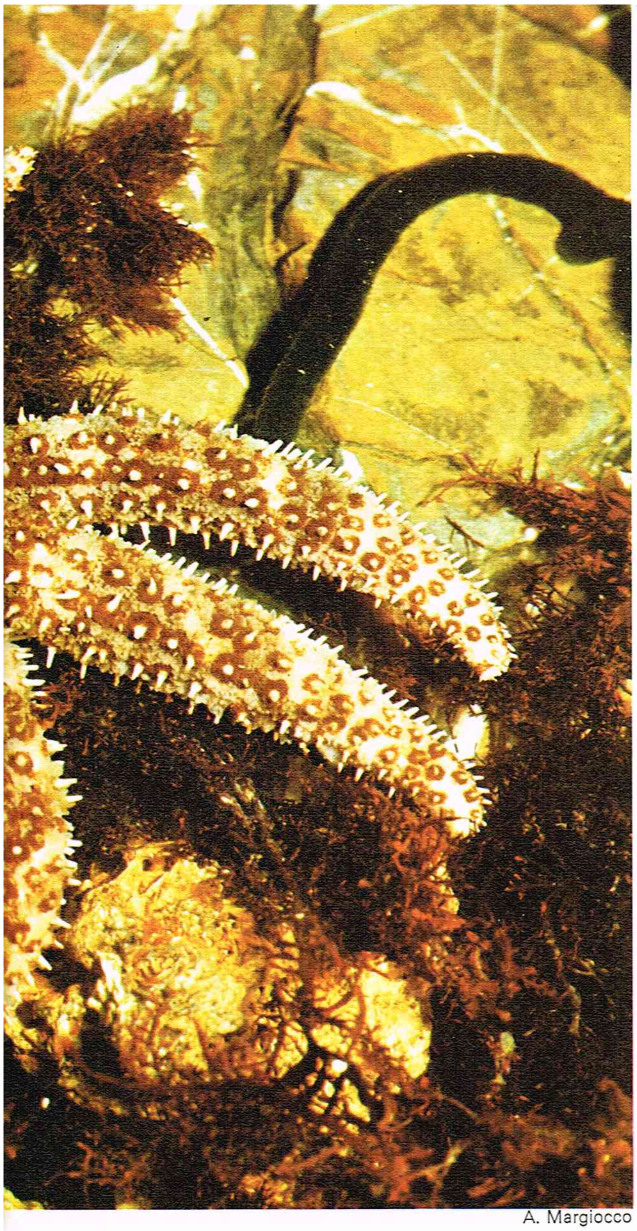
Crossaster papposus, dit « crachat d'amiral », espèce circumboréale, appartient à la famille **Solasteridae;** c'est un splendide Animal rouge vif, parfois parsemé de taches vertes, à qui ses dix à quatorze bras, en forme de triangle allongé, donnent l'aspect d'un soleil conventionnel.

Les **Pterasteridae,** ou étoiles-coussins, ont une membrane étendue sur toute la face dorsale en une sorte de tente, formant chambre incubatrice, et soutenue par des piquants très fins, où les jeunes se développent; chez *Hymenaster pellucidus,* cette tente est mince et transparente, alors qu'elle est épaisse et opaque chez *Pteraster militaris.* Récemment, deux fossiles vivants de la famille **Sphaerasteridae,** réputée éteinte, ont été découverts : *Podosphaeraster polyplax,* en mer de Chine; *P. thalassae,* dans le golfe de Gascogne.

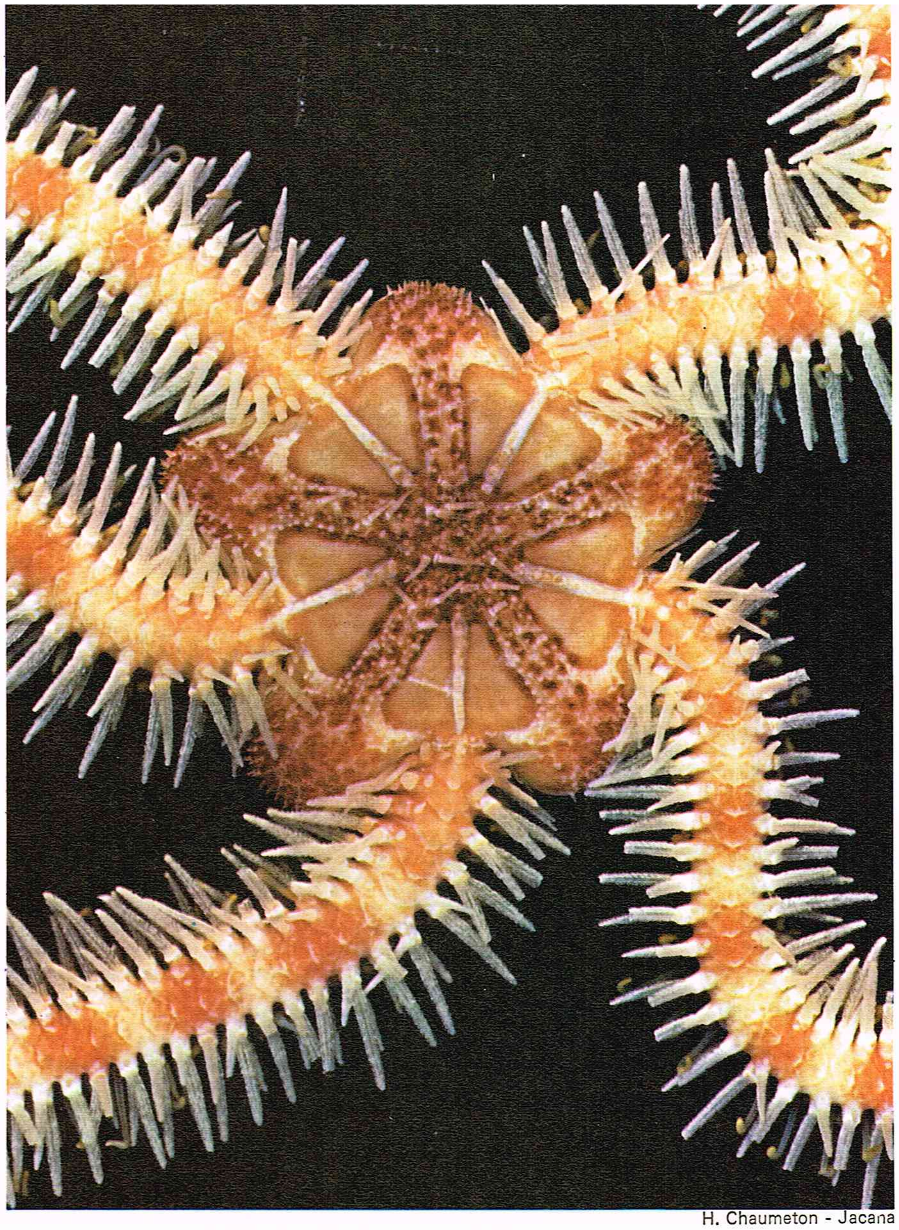


R. Maltini - P. Solaini

▶ **Asterina gibbosa,** *ou étoile de mer bossue, est une espèce européenne commune d'Asterinidae, aux bras peu développés.*



A. Margiocco



H. Chaumeton - Jacana

▲ **Ophiotrix fragilis,** ***des côtes européennes, appartient à la grande famille des Ophiothricidae dont les piquants brachiaux, caractéristiques, sont hyalins, très grands et denticulés.***

◀▲ **Coscinasterias tenuispina** ***possède de six à neuf bras étroits armés de piquants longs et fins.***

Ordre des Euclasterida

L'ordre des Euclasterida comprend des espèces aux bras nombreux, longs et délicats, attachés à un disque très petit; les plaques marginales sont à peine visibles, les plaques brachiales forment des arceaux transversaux successifs; il y a généralement un anus, des podia avec ventouse et de minuscules pédicellaires croisés. Les bras de l'européenne *Brisingella coronata* peuvent atteindre cinquante centimètres de long.

Ordre des Forcipulatida

L'ordre des Forcipulatida diffère du précédent par la présence de grands pédicellaires croisés, dits forcipiformes. La plupart des espèces possèdent un disque de taille modérée, des bras arrondis, effilés, à squelette dorsal formé d'ossicules tantôt grands et disposés en rangées longitudinales, tantôt petits et arrangés en réseau irrégulier.

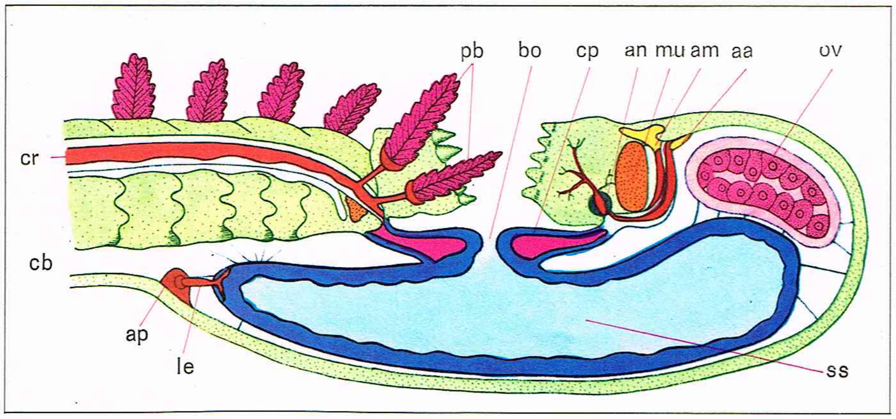
Chez la grande famille des **Asteriidae,** les aires papulaires sont grandes et garnies de plusieurs papules, les podia quadrisériés, les piquants entourés à leur base d'un grand nombre de pédicellaires que l'on retrouve parfois sur les épines ambulacraires; l'anus est toujours présent, la bouche grande et dilatable. *Marthasterias glacialis,* très répandu sur nos côtes, possède cinq bras robustes, armés de forts piquants coniques disposés sur six à sept rangées longitudinales et entourés, à leur base, de collerettes de pédicellaires croisés; *Coscinasterias tenuispina,* un peu moins commun, présente un aspect similaire; il est plus petit et possède six à neuf bras étroits armés de piquants longs et fins. *Asterias rubens,* comme nous l'avons vu, ravage les bancs d'huîtres et de moules. *Pycnopodia helianthoides,* de la côte ouest des États-Unis, est muni d'une vingtaine de bras dépourvus de squelette dorsal, si bien qu'ils sont mous, très flexibles. Une dizaine de genres d'Asteriidae, à espèces incubatrices, vivent exclusivement dans les eaux antarctiques.

OPHIURIDES

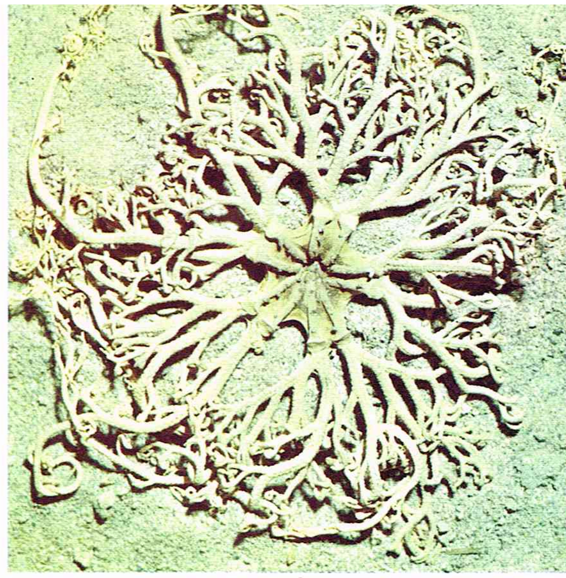
Les Ophiurides *(Ophiuroidea)* ont été longtemps réunies dans la même classe que les Stellérides car, superficiellement, elles leur ressemblent beaucoup. Comme elles, elles sont faites d'un disque central d'où partent cinq bras graciles, simples ou ramifiés, mais qui ne renferment plus aucune dépendance des appareils digestif et génital; leur gouttière ambulacraire, au lieu d'être ouverte, est recouverte d'un pavage de plaques polygonales.

La *face orale* est percée au centre d'une bouche armée d'une sorte d'appareil masticateur. Celui-ci se compose de cinq mâchoires interradiales, faites chacune de deux petites plaques orales, suivies de deux plaques adorales allongées, accolées à une grosse plaque impaire, le *bouclier buccal;* un de ces boucliers, plus grand que les autres, est percé d'un ou de plusieurs pores madréporiques. Les plaques orales et adorales portent, sur leur bord libre, de petites pièces calcaires pointues ou rectangulaires, les papilles buccales qui, chez quelques espèces, peuvent fermer complètement la bouche; le sommet de chaque mâchoire est occupé soit par une pile verticale de dents, soit par plusieurs piles jointives de papilles dentaires. Le reste du disque est couvert, partiellement ou totalement, de petites plaques, ou écailles, nues, ornées d'épines ou de granules.

La *face dorsale* du disque est nue, couverte de granules, de piquants ou d'une peau épaisse et lisse. Lorsque les écailles sont nues, la face dorsale prend l'apparence d'une mosaïque de plaques, parmi lesquelles on distingue



I.G.D.A.



A. Margiocco

▲ *A gauche, coupe sagittale d'un* Ophiotrix, *passant par un des radius et un des interradius : pb, podia buccaux; bo, bouche; cp, cavité péristomiale; an, anneau nerveux; mu, muscle interradiaire; am, ampoule du tube aquifère; aa, anneau ambulacraire; ov, ovaire contourné par le sinus génital; ss, sac stomacal; le, lacune efférente des lacunes absorbantes intestinales; ap, anneau périhémal aboral; cb, cœlome brachial; cr, complexe radiaire; à droite,* Astrophyton muricatum, *Ophiuride aux longs bras sinueux et ramifiés, de l'embouchure de l'Amazone.*

une plaque centro-dorsale, entourée d'un cercle de cinq plaques radiaires; cet arrangement est habituellement perturbé par l'interposition de plaques secondaires, radiaires et interradiaires; de très grandes plaques, les *boucliers radiaires,* sont situées par paires à l'aplomb de chaque bras; ceux-ci, toujours longs par rapport au diamètre du disque, sont formés de très nombreux segments, ou articles, articulés et unis entre eux par une musculature puissante. Chaque article se compose de quatre plaques et d'une pièce centrale, improprement appelée vertèbre, dont chaque face porte des cavités articulaires et des saillies opposées aux saillies et aux cavités des articles adjacents; cet assemblage ne donne aux bras qu'une mobilité horizontale, sauf chez les Euryalae, où les vertèbres sont en joint universel, ce qui permet à l'Animal d'enrouler ses bras autour d'un support. Chaque vertèbre est flanquée de quatre plaques, une ventrale, une dorsale et deux latérales, celles-ci armées d'un certain nombre de piquants couchés ou dressés; leur premier piquant ventral se transforme souvent en hameçon à bords dentés (Ophiothricidae). Chez les Euryalae, des hameçons, extrêmement nombreux et petits, sont souvent disposés en bandes transversales sur les bras. Chez quelques genres des familles Ophiomyxidae et Ophiacanthidae, les hameçons sont remplacés par des grappins groupés en ombrelle. Ventralement, les bras sont parcourus par deux rangées longitudinales de podia dépourvus de ventouses, à raison d'une paire par article; ils émergent entre les plaques ventrales et latérales, et sont habituellement protégés par une ou plusieurs petites écailles tentaculaires; les podia ne participent généralement pas à la locomotion.

Les *organes internes* diffèrent sensiblement de ceux de l'étoile de mer. L'estomac, succédant à un très court œsophage, remplit presque complètement la cavité du disque; il présente, en face des bras, des dilatations correspondant aux cœcums brachiaux des Astéries. Il n'y a pas d'anus. Une partie de l'espace qui reste libre entre l'estomac et la paroi du corps est occupée, dans les interradius et de chaque côté de la base des bras, par des bourses en forme de sac, invaginations de la paroi du corps, qui s'ouvrent au-dehors par une fente bursale. Celle-ci, longue et étroite, est protégée par de grandes plaques calcaires. Sur les parois des bourses s'insèrent de nombreuses petites glandes isolées, ou dix masses volumineuses, les gonades, qui déversent leurs produits génitaux dans les bourses.

Les *divers systèmes* et *organes des sens.* Le système nerveux est semblable à celui des Stellérides, sauf l'entoneural qui semble manquer complètement. Il n'y a pas d'organes des sens définis, bien que l'ophiure montre une très nette sensibilité tactile et olfactive; le sens tactile est développé sur tout le tégument richement innervé, ainsi que sur les podia, recouverts de mamelons sensitifs; la sensibilité olfactive est mise en évidence par la rapidité avec laquelle l'ophiure se dirige vers une nourriture déposée à une certaine distance. Les espèces ont un phototropisme surtout négatif, rarement positif.

L'*appareil hémal* et le complexe axial sont similaires à ceux des Stellérides. Quant au système aquifère, sa particularité est de posséder toujours quatre ou cinq vésicules de Poli.

L'ophiure respire par tout son tégument, mais surtout par les bourses dont les mouvements rythmiques permettent l'appel ou le rejet de l'eau à travers les fentes bursales. Ces bourses jouent également un rôle excréteur, la majeure partie des déchets étant éliminée après avoir pénétré de la cavité cœlomique dans les bourses par effraction de leurs parois.

Reproduction

Comme chez les Stellérides, aucun signe extérieur ne permet de distinguer les sexes, sauf lorsque le mâle est bien plus petit que la femelle à laquelle il est accroché en permanence; une cinquantaine d'espèces sont hermaphrodites. Les œufs, expulsés par les fentes bursales, sont fécondés à l'extérieur, et donnent naissance à une larve ciliée nageuse. Celle-ci se transforme rapidement en *ophiopluteus,* cône aplati portant un anus sur la face ventrale et une aire buccale dans une vaste dépression à la base supérieure; les bords de cette aire buccale se prolongent en quatre paires de bras symétriques, d'inégale longueur, soutenus par des tigelles calcaires.

Quelques ophiures ont des larves en tonnelet semblables à celles des Crinoïdes; d'autres, vivant dans les mers froides, sont incubatrices, les jeunes étant abrités dans les bourses génitales jusqu'à leur complet développement (*Amphipholis squamata,* espèce cosmopolite). Une espèce de l'Atlantique protège ses jeunes comme une mère poule ses poussins. Chez trois espèces tropicales, le mâle nain est fixé sur la femelle, bouche contre bouche, les bras en quinconce. La reproduction asexuée est favorisée par le grand pouvoir de régénération des ophiures; les jeunes *Ophiactis virens,* espèce méditerranéenne à six bras, se reproduisent en se coupant en deux, mais les adultes, à gonades bien constituées, passent par une multiplication sexuée.

Écologie

La grande majorité des ophiures vit dans la zone littorale, quelques espèces se trouvant jusqu'à des profondeurs de plus de six mille mètres. La plupart des formes littorales ont un phototropisme négatif : elles se cachent



G.S. Giacomelli

▶ *Un Ophiuride dont on remarque les bras complètement entourés par des plaques imbriquées.*

sous les pierres, parmi les Algues, les Madrépores, dans le sable vaseux. Très agiles, elles se déplacent rapidement en allongeant trois bras dans la direction de la marche ; le bras médian reste dans cette position tandis que les deux autres se rejettent brusquement en arrière comme le ferait un nageur ; le corps est soulevé et projeté en avant ; ensuite, ce sont quatre bras qui opèrent de cette manière, le cinquième restant allongé en arrière comme une petite queue. Des espèces du sous-ordre Euryalae grimpent sur des supports, généralement des gorgones, autour desquels elles enroulent leurs bras à la façon des vrilles de la vigne. Les *Ophiothrix* se dressent sur plusieurs de leurs bras et la population, grégaire, exécute alors de véritables ballets. Les Ophiurides sont capables de se hisser sur une surface verticale, probablement grâce à une substance collante sécrétée par leurs podia. Un phénomène très curieux de phosphorescence existe chez un certain nombre d'Ophiurides, notamment chez *Amphipholis squamata, Amphiura filiformis* et *Ophiopsila aranea* de nos côtes ; quand l'Animal est excité par brassage ou piqûres, une vive luminosité verdâtre apparaît sur les plaques latérales des bras et les piquants ; la substance lumineuse se trouve dans des cellules glandulaires en rapport étroit avec le système nerveux central.

On retrouve à peu près les mêmes groupes de commensaux et de parasites hébergés par les astéries. Cependant, les Mollusques sont assez rares et appartiennent surtout aux genres *Stylifer* et *Mucronalia*. Le Cilié *Rhopalura ophiocomae* pénètre dans les bourses d'*Amphipholis squamata* et la castre. Enfin, et ceci est exceptionnel chez les Échinodermes, *Ophiura texturata* est parasitée par une Algue unicellulaire qui forme, sur l'Animal entier, de petits points verts, détruit le mésenchyme du réseau squelettique, et finit par tuer l'Animal.

Les Ophiurides se divisent en quatre ordres : *Stenurida, Oegophiurida, Phrynophiurida* et *Ophiurida*.

Ordre des Stenurida

Les Stenurida, fossiles du Paléozoïque, ont leurs rainures ambulacraires ouvertes, et les ossicules brachiaux n'ont pas fusionné pour former des articles.

Ordre des Oegophiurida

Les Oegophiurida, également paléozoïques, présentent des rainures ambulacraires couvertes par un tégument, des gonades localisées par paires dans chaque bras ; ceux-ci n'ont ni plaques ventrales, ni plaques dorsales, mais seulement des plaques latérales ; il n'existe ni bourses, ni boucliers oraux, et le madréporite est placé latéralement.

Ordre des Phrynophiurida

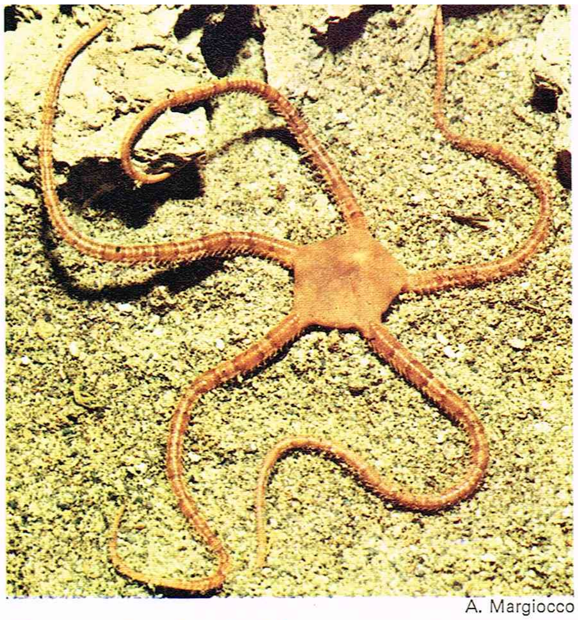
Chez les Phrynophiurida, les rainures ambulacraires sont couvertes par des plaques ventrales, les gonades sont localisées dans le disque, les bourses sont présentes, ainsi que les boucliers oraux, dont l'un est madréporique. Paléozoïques avec quelques espèces actuelles (*Astrothorax misakiensis,* du Japon).

Ordre des Ophiurida

L'ordre Ophiurida renferme la quasi-totalité des espèces actuelles. Leurs bras sont complètement entourés par des plaques dorsales, ventrales et latérales assemblées en articles ; les vertèbres sont articulées par des joints à rotule qui permettent des mouvements latéraux des bras, parfois leur enroulement autour d'un support. L'ordre se divise en deux sous-ordres : *Euryalae* et *Ophiurae*.

Sous-ordre des Euryalae

Les Euryalae sont des ophiures dont le disque et les bras sont couverts d'une peau épaisse qui peut contenir une mosaïque de granules, mais qui est dépourvue de plaques ou d'écailles. Les bras peuvent s'enrouler grâce à la forme en sablier des articulations vertébrales ; ils sont longs, flexibles, simples (**Asteronichydae** et **Astrochematidae**), ou, souvent, ramifiés un grand nombre de fois *(Astropartus mediterraneus)*.



A. Margiocco

◀ **Ophioderma longicauda,** ***très répandu sur nos côtes, a des bras cylindriques et flexibles, portant de courts piquants appliqués.***

Sous-ordre des Ophiurae

Les Ophiurae sont très nombreux et sont répandus dans toutes les mers du globe.

Les douze familles qui les composent se différencient par le revêtement du disque, la forme, la disposition et le nombre des plaques et des piquants brachiaux, l'ornementation buccale.

Les bras des **Hemieuryalidae,** comme ceux des Euryalae, peuvent s'enrouler (*Hemieuryale pustulata,* de la mer des Antilles).

Les **Ophiomyxidae** ressemblent également aux Euryalae en ce que le disque et les bras sont couverts d'une peau épaisse qui cache les pièces du squelette (*Ophiomyxa pentagona,* commune en Méditerranée).

Les **Ophiacanthidae,** aux nombreuses espèces abyssales, ont un disque petit, formé de plaques recouvertes de granules, d'épines ou d'une épaisse peau nue, de grands piquants brachiaux, mais pas de papilles dentaires (*Ophiacantha setosa,* à faible profondeur en Méditerranée, peut descendre jusqu'à 1 500 m dans l'Atlantique).

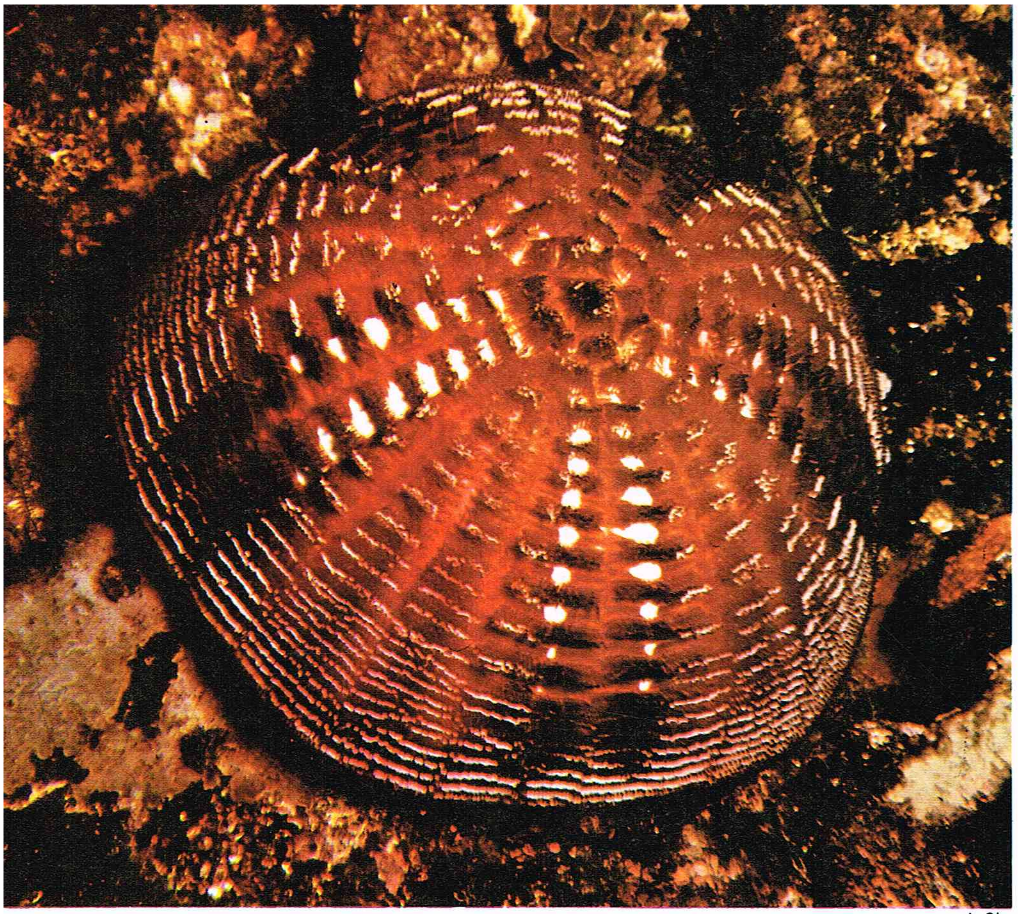
Les **Amphiuridae** sont reconnaissables à leurs longs bras fins et flexibles, porteurs de courtes épines dressées, mais surtout à leur mâchoire faite, de chaque côté, d'une papille insérée sur la plaque orale, d'une papille portée par la plaque adorale et, à un niveau supérieur, dans le vide laissé entre ces deux papilles, d'une papille triangulaire et pointue *(Amphiura chiajei, A. filiformis)*.

La grande famille des **Ophiothricidae** renferme des espèces au disque généralement couvert de plaques contiguës ou imbriquées, lisses ou portant des épines, les granules ne dissimulant pas, le plus souvent, les grands boucliers radiaires ; les mâchoires ont seulement un groupe ovale de papilles dentaires ; les piquants brachiaux, hyalins, sont très grands et denticulés (*Ophiothrix fragilis,* des côtes européennes).

Les espèces de la famille **Ophiocomidae** ont un peu l'aspect des Ophiothricidae, mais leur appareil dentaire est fait d'un groupe de papilles dentaires accompagnées de nombreuses papilles buccales (*Ophiocomina nigra ; Ophiopsila aranea,* remarquable par ses longues et étroites écailles tentaculaires internes, qui se croisent sur la face ventrale).

Ophioderma longicauda est l'espèce d'**Ophiodermatidae** la plus répandue sur nos côtes ; son disque est couvert, sur les deux faces, de granules arrondis et serrés ; ses bras, cylindriques et flexibles, portent de courts piquants appliqués contre les plaques brachiales latérales ; les mâchoires ont des dents, de nombreuses papilles buccales, mais pas de papilles dentaires.

Le disque des **Ophiuridae** est généralement couvert de grandes plaques dorsales, inégales, épaisses et nues, parmi lesquelles on peut distinguer des plaques primaires et de grands boucliers radiaires ; les mâchoires sont bordées de papilles buccales pointues, et leur sommet porte une pile verticale de papilles buccales, mais pas de papilles dentaires ; les bras, sur lesquels les petits piquants sont appliqués ou dressés, sont forts et rigides ; leur base est souvent entourée, de chaque côté, d'un arc de courtes tigelles calcaires, ou papilles, dont l'ensemble forme le peigne brachial (*Ophiura texturata, O. albida* se rencontrent sur toutes nos côtes ; *Ophiocten sericeum* est une espèce arctique et boréale).



J. Six

▲ ***Les Échinides, ici,*** **Asthenosoma varium,** ***ont un corps globuleux ou discoïde, formé de plaques calcaires géométriquement ajustées, dont l'ensemble forme*** **le test.**

ÉCHINIDES

Les Échinides *(Echinoidea)*, ou oursins, ont un corps globuleux ou discoïde, à face orale tournée vers le sol, formé de plaques rigides ou souples dont l'ensemble forme le test. Les Échinides se divisent en deux grands groupes : *Regularia* et *Irregularia*. Leurs différences morphologiques et anatomiques sont considérables.

Groupe des Regularia. L'Échinide régulier est représenté sur nos côtes par quelques espèces, dont l'oursin comestible *Paracentrotus lividus*. C'est un cône bas, très renflé, couvert de piquants; ceux-ci s'articulent aux tubercules des plaques du test. Entre les piquants, de petits organes de défense, les *pédicellaires,* sont juchés sur de minuscules mamelons; on distingue des pédicellaires tridactyles, c'est-à-dire à trois mors, constitués comme une pince à sucre à poussoir, des ophicéphales à valves dentées, des trifoliés spatuliformes, des globifères pourvus d'une glande à venin et, chez les Irréguliers, des rostrés, à valves étroites, recourbées et contiguës à leur extrémité supérieure. Dans les zones radiaires, de longs podia s'allongent, ceux de la face ventrale à rôle locomoteur, les autres à fonction respiratoire, celle-ci étant également remplie par des podia modifiés en branchies, disposés par paires interradiaires à la limite du test et de la membrane péristomienne.

Des organes sensoriels, les *sphéridies,* minuscules corps transparents solides en forme de massue, se trouvent dans les aires ambulacraires.

Le *test,* dénudé, apparaît formé de dix doubles rangées de plaques calcaires géométriquement ajustées, cinq radiaires et cinq interradiaires, qui vont du pôle apical jusqu'à la bouche; les unes, dites ambulacraires, sont ornées des tubercules, portant les piquants et les pédicellaires, et percées de trous disposés par paires en arc, par où passent les canaux faisant communiquer les podia avec leurs vésicules contractiles; les formes qui présentent trois paires de pores par plaque composée sont dites oligopores, celles ayant plus de trois paires de pores sont désignées comme polypores.

Le *périprocte*, où s'ouvre l'anus, est situé au sommet du cône (formes endocycles); il est entouré de deux cercles de cinq plaques : un cercle de cinq plaques hexagonales interradiaires dont une grande plaque madréporique et quatre plaques génitales, percées d'un trou par où sont évacués les produits génitaux; un cercle de petites plaques radiaires, les ocellaires, perforées pour le passage d'un podia modifié. Les oursins sont dits ethmophractes quand le madréporite est inclus entièrement dans le système apical, ethmolytiques lorsqu'il s'étend en dehors de celui-ci. L'ensemble des plaques du test forme la couronne, dont la partie la plus élargie s'appelle l'*ambitus*.

La *bouche* s'ouvre au milieu de la face ventrale dans une molle membrane péristomienne; cinq dents proéminentes en sortent, qui appartiennent à un appareil masticateur très compliqué, la *lanterne d'Aristote*. Celle-ci est constituée par cinq pyramides triangulaires creuses, formées chacune de deux mâchoires soudées sur la moitié de leur longueur et terminées par une dent, dont la pointe fait saillie au centre de la bouche. La partie postérieure de cette dent se recourbe en crosse dans la cavité générale; chaque demi-pyramide porte une épiphyse reposant latéralement sur des rotules, petites tigelles prismatiques qui s'articulent avec la base des pyramides pour leur fournir un point d'appui dans leurs mouvements; au-dessous des rotules se trouvent les compas, pièces courbes légères faites de deux tigelles mises bout à bout. La lanterne d'Aristote est actionnée par des muscles, dont certains prennent appui sur une ceinture pérignathique calcaire, située au bord buccal interne du test, ceinture formée d'une partie interradiale étroite et de dix fortes saillies en forme d'arceau, les *auricules*. Des muscles interpyramidaux unissent les pyramides, et servent à rapprocher les dents; des muscles rétracteurs, allant de chaque auricule au sommet de la face interne de la pyramide opposée, ont pour rôle d'écarter et de rétracter les dents; des muscles protracteurs, attachés aux tigelles de la ceinture pérignathique, font saillir et se rapprocher les dents; des muscles abaisseurs des compas s'attachent aussi sur ces tigelles. De volumineuses vésicules gonflées d'eau, les *organes de Stewart,* compensateurs de pression du liquide cœlomique, sont appendues aux cinq angles radiaires de la lanterne chez les Cidarides, les Échinothurides et, sous une forme différente, chez quelques Irréguliers Clypéastroïdes. La lanterne d'Aristote, comme nous le verrons plus loin, sert à définir les différents ordres d'Échinides Réguliers; la cavité dentaire des Camerontida et des Stirodontida est carénée, contrairement à celle des Aulodontida.

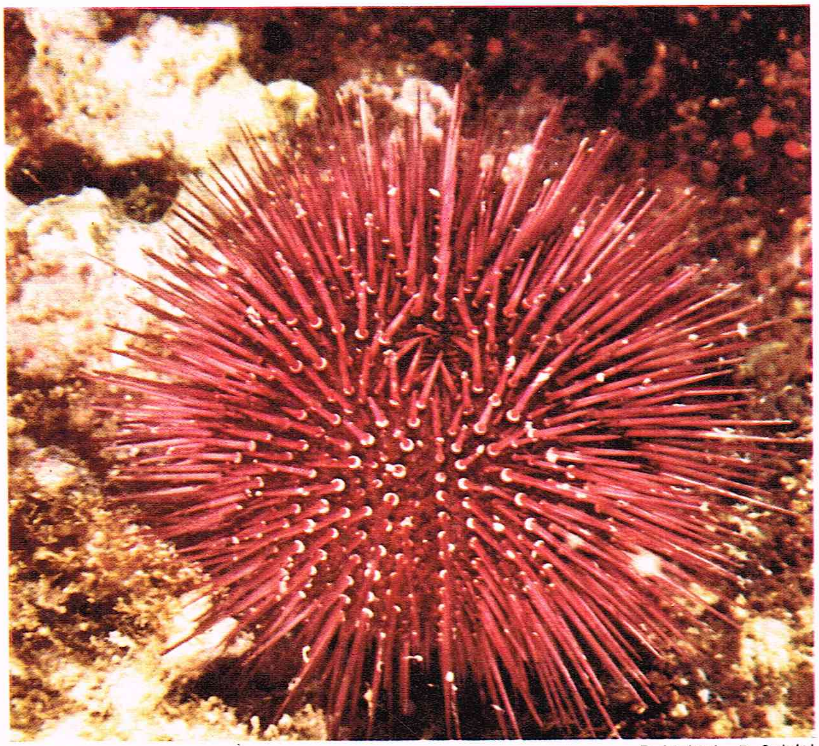
Partant de la bouche, le *tube digestif,* différencié en un pharynx, un œsophage, un estomac et un intestin, s'élève d'abord verticalement en passant à l'intérieur de la lanterne, puis il décrit, avec des inflexions, deux cercles complets, l'un ventral, l'autre dorsal, qui se font suite en changeant de sens; l'intestin débouche à l'extérieur par un anus situé dans le périprocte. Les glandes génitales se présentent comme cinq grosses masses glandulaires interradiaires très lobées, qui vont déboucher chacune à l'un des pores génitaux; lorsqu'elles sont mûres, elles deviennent énormes, et envahissent presque toute la cavité cœlomique; celle-ci est remplie d'un liquide contenant des cœlomocytes jouant un rôle important dans l'excrétion des produits insolubles, ainsi qu'un matériel azoté : ammoniaque, amino-acides et urée.

L'Échinide possède des *systèmes nerveux, aquifère, hémal, lacunaire,* homologues de ceux des autres Échinodermes, ainsi qu'un système *axial* connu sous le nom de *glande brune*.

Groupe des Irregularia. Ces derniers peuvent, grossièrement, être divisés en Clypéastroïdes et en Spatangoïdes.

Les premiers sont aplatis, couverts de courts piquants, et possèdent un appareil masticateur rudimentaire; les seconds sont ovales ou cordiformes, à face dorsale plus ou moins bombée, à bouche dépourvue de tout appareil masticateur, à test couvert de longs piquants couchés, qui donnent à l'Animal un aspect soyeux; certains de ces piquants, transformés en très courtes clavules, se disposent en longs rubans étroits dessinant des fascioles brunâtres, en forme de lyre, de cœur, sur la face dorsale, autour de l'anus et sous lui.

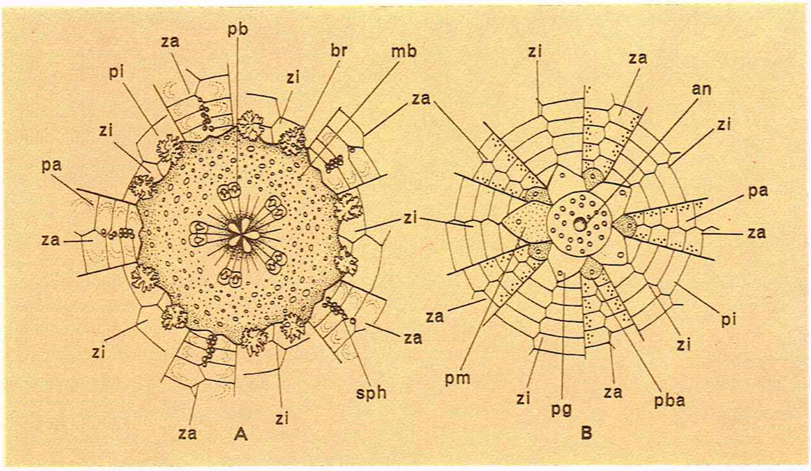
Le *test* des Irréguliers est le plus souvent assez fragile. L'appareil apical se trouve toujours sur la face dorsale, mais le périprocte et l'anus sont reportés sur la face postérieure, plus ou moins tronquée, ou sur la face ventrale (formes exocycles). Les pores pédieux des plaques ambulacraires dessinent sur la face dorsale une sorte de fleur à cinq pétales plus ou moins larges, parfois creusés en gouttière; ces podia n'ont plus aucun rôle



R. Maltini - P. Solaini

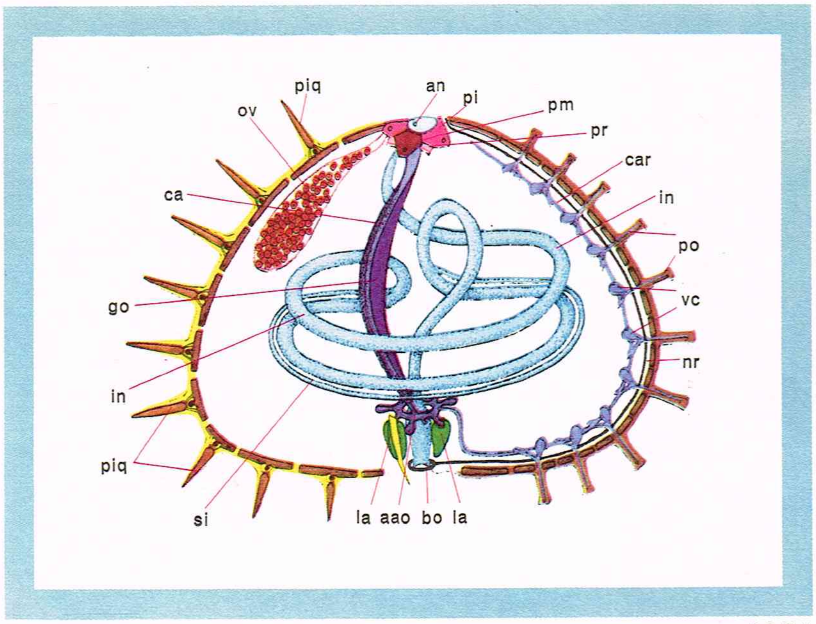


A. Margiocco

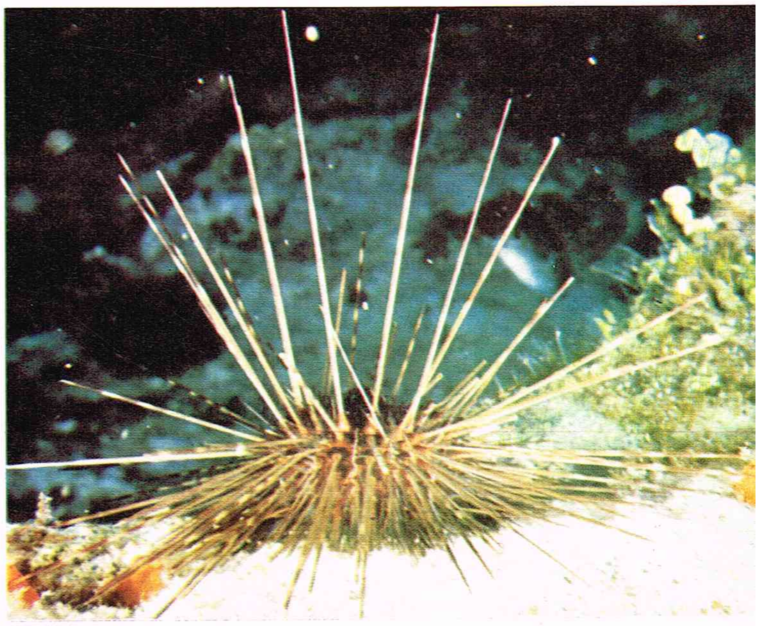


I.G.D.A.

▲ *A gauche,* Paracentrotus lividus, *oursin comestible très commun en Méditerranée ;*
à droite, le test dénudé du même oursin.
◀ *Représentation schématique de* Paracentrotus lividus *vu dans sa région buccale (A) et dans sa région aborale (B) ; an, anus ; br, branchies ; mb, membrane buccale ; pa, plaques ambulacraires ; pb, podia buccaux ; pba, plaque basale ou ocellaire ; pg, plaque génitale ; pi, plaques interambulacraires ; pm, plaque madréporique ; sph, sphéridies ; za, zones ambulacraires ou radii ; zi, zones interambulacraires ou interradii.*
▼ *A gauche, représentation schématique de l'anatomie d'un oursin en coupe longitudinale : an, anus ; pi, plaques interradiaires ; pm, plaque madréporique ; pr, plaque radiaire ; car, canal ambulacraire radiaire ; in, intestin ; po, podia ou tubes locomoteurs ; vc, vésicules contractiles ; nr, nerf radiaire ; la, vue partielle de la lanterne d'Aristote ; bo, bouche ; aao, anneau ambulacraire oral ; si, siphon intestinal ; piq, piquants ; go, glande ovoïde ; ca, canal hydrophore ; ov, ovaire. A droite,* Centrostephanus longispinus, *dont on observera la grande longueur et la rigidité des piquants barbelés.*

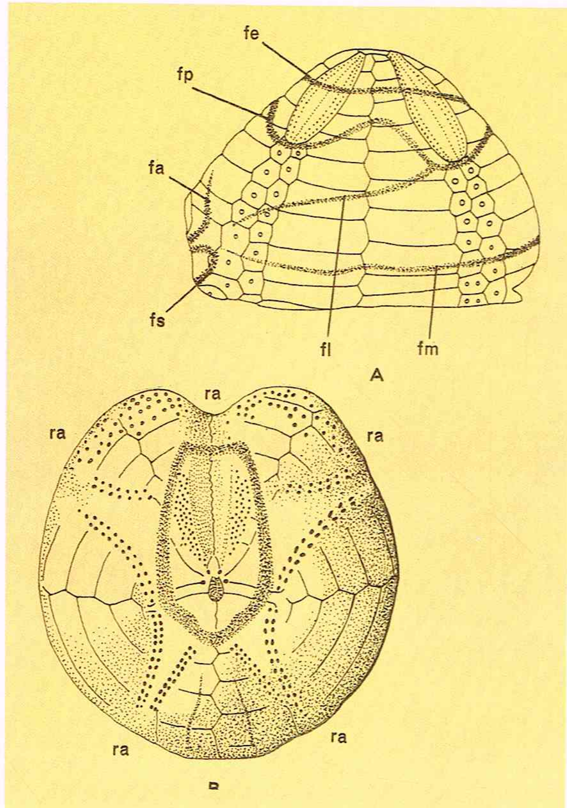


I.G.D.A.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ ***Schéma théorique d'un oursin irrégulier (Spatangidés) vu du côté gauche et montrant les différents fascioles (A), et* Echinocardium cordatum *(Spatangidés) vu par la face aborale (B) : fe, fasciole endopétale; fp, fasciole péripétale; fa, fasciole anal; fs, fasciole sous-anal; fl, fasciole latéral; fm, fasciole marginal; ra, les cinq radii.***



I.G.D.A.

locomoteur, mais uniquement une fonction respiratoire. Sur la face ventrale, le péristome reste central chez les Clypéastroïdes, mais il s'est déplacé vers le bord antérieur chez les Spatangoïdes où il prend une forme ovale ou en croissant; son bord épaissi porte le nom de *labrum*. L'extrémité orale des ambulacres antérieurs qui l'entourent est souvent élargie en courts pétales, les *phyllodes*, percés pour donner passage à des podia modifiés en organes sensitifs qui participent à la capture de la nourriture. Les deux ambulacres postérieurs, longs et étroits, ne comportent que quelques plaques souvent dénudées, s'étendant de la bouche à l'anus où ils s'élargissent; chacun est pourvu de podia sous-anaux disposés sur un seul rang; ces ambulacres sont séparés par un large sternum, ou plastron interambulacraire. Les Irréguliers sont dits Amphisternes lorsque les plaques de la première paire du plastron sont côte à côte, Méridosternes lorsqu'elles sont placées l'une sous l'autre.

Comme les Échinides Réguliers, les Irréguliers possèdent des pédicellaires et des sphéridies. L'organisation interne est modifiée par le déplacement du périprocte et de l'anus. Il n'y a pas de pharynx, l'œsophage est étroit; l'estomac porte un cæcum contenant un liquide brun servant à la digestion; il n'y a plus que quatre gonades inégales. De plus, nombre d'espèces de Clypéastroïdes ont, intérieurement, les deux faces du test unies par des colonnes ou des trabécules calcaires formant parfois un réseau très important.

Organes des sens. Les podia, pédicellaires, ainsi que la surface entière du corps, sont sensibles au toucher, ce qui est dû à la présence, dans l'épiderme, de cellules sensorielles disséminées. Les sphéridies, et peut-être la tension des mésentères soutenant l'appareil digestif, donnent à l'Animal des renseignements sur sa position dans l'espace. Beaucoup d'oursins littoraux sont sensibles à la lumière; ils l'évitent en se couvrant de débris végétaux, de petites pierres; *Lytechinus* laisse tomber cette couverture la nuit, et la remet le jour; l'espèce tropicale *Astropyga radiata* porte des taches bleues très brillantes sur sa face dorsale, organes sans doute photogènes car l'Animal les protège de la lumière vive par agitation de ses longs piquants. Les branchies ont peut-être un rôle gustatif.

Régénération. Tous les organes externes : podia, piquants, pédicellaires, sphéridies, sont rapidement régénérés. Les plaques du test, détruites par un choc ou par un prédateur, sont également reconstituées avec leurs ornements et leurs organites. En revanche, il n'y a pas de régénération des organes internes.

Reproduction

A part quelques cas d'hermaphrodisme, les sexes sont séparés. A l'approche de la ponte, les oursins se rassemblent souvent; l'émission des produits sexuels de l'un d'eux déclenche rapidement celle de ses congénères, et le phénomène s'étend à l'ensemble de la population. Fécondé, l'œuf passe par toute une série de divisions pour aboutir à l'état de petite sphère creuse, la *gastrula*, couverte de cils, qui se met à nager; elle se transforme en un *echinopluteus* à quatre ou cinq paires de bras, ressemblant à l'*ophiopluteus* des ophiures, à l'intérieur duquel apparaissent bientôt les premiers rudiments de l'adulte. Après plusieurs semaines de nage active, la larve tombe sur le fond, et rampe sur sa face buccale au moyen de ses premières paires de podia; apparaissent ensuite les premiers pédicellaires, puis les piquants, tandis que les bras de l'*echinopluteus* disparaissent; en même temps, les plaques du test s'accroissent et se multiplient, les organes génitaux se constituent pour former un petit oursin de quelques millimètres de diamètre. Les Échinides des mers froides sont très souvent incubateurs. *Eurocidaris nutrix*, des îles Kerguelen, abrite ses œufs sous une sorte de tente formée par des piquants spatulés inclinés vers la bouche; un autre Cidaride, *Austrocidaris canaliculata*, des îles Falkland, forme cette tente incubatrice au-dessus de l'anus. Chez diverses espèces d'oursins irréguliers, l'incubation a lieu dans les ambulacres profondément creusés du test de la femelle *(Abatus cordatus, Antipneustes rostratus)*. Une espèce de *Temnopleurus*, des mers boréales, porte ses jeunes juchés sur les plaques soulevées du système apical, protégées par des piquants.

Écologie

Les Échinides vivent dans toutes les mers, à toutes les profondeurs et dans tous les milieux. Ceux des eaux tropicales revêtent souvent des couleurs éclatantes. La plupart sont sténohalins, quelques espèces supportant cependant une certaine dessalure; *Arbacia punctulata, Lytechinus variegatus* et *Paracentrotus lividus* peuvent vivre dans des eaux à 19 ‰, mais ne semblent pas pouvoir s'y reproduire. Les oursins réguliers se déplacent par les mouvements de leurs podia, et peuvent grimper sur des surfaces verticales; d'autres se servent de leurs piquants comme d'échasses. Les oursins littoraux se nourrissent d'Algues, tel *Paracentrotus lividus* qui, avec sa lanterne d'Aristote et par mouvements rotatifs de ses piquants ventraux, creuse des logettes dans la roche. *Echinus* s'attaque aux petits Mollusques, aux Annélides polychètes, aux Bryozoaires; *Cidaris* mange surtout des Éponges et des Gorgones. Les espèces d'eau profonde s'alimentent des Végétaux arrachés aux côtes. Les oursins irréguliers absorbent, avec le sable et la vase, toutes sortes de détritus contenant souvent de petits Mollusques et des Foraminifères. *Echinocardium cordatum* habite dans un terrier qu'il s'est creusé à l'aide de ses piquants ventraux, en forme de cuiller, qui fouillent et rejettent le sable à la manière d'une petite pelle; la cavité ainsi constituée, aux parois cimentées par un mucus que sécrète l'Animal, et dont le plafond est soutenu par des piquants dorsaux spécialisés, communique avec la surface par un canal oblique, où s'engagent quelques très longs podia de la région apicale.

Les parasites et les commensaux appartiennent aux mêmes groupes, sinon aux mêmes espèces que ceux des autres Échinodermes, notamment des Stellérides. L'intestin des oursins renferme de nombreux Infusoires, appartenant à des espèces que l'on ne rencontre pas à l'état libre.

Jusqu'à récemment, et comme nous l'avons fait jusqu'ici, les Échinides étaient répartis en deux sous-classes : *Regularia* et *Irregularia*. Une nouvelle classification les range en Perischoechinoidea et Euechinoidea, ceux-ci comprenant tous les oursins réguliers et irréguliers actuels, sauf les Cidarides. Nous garderons l'ancienne classification, plus connue, et qui a le mérite de s'appuyer sur des critères facilement reconnaissables.

Sous-classe des Regularia

Les Regularia, ou Réguliers, comprennent trois ordres éteints au Paléozoïque, *Echinocystitoida, Bothriocidaroida* et *Paleochinoida,* et cinq ordres représentés actuellement : *Lepidocentroida, Cidaroida, Aulodontida, Stirodontida* et *Camarodontida*.

Les formes des trois ordres éteints ont un test habituellement flexible et sont endocycliques. Les plaques radiaires du test des Echinocystitoida sont imbriquées adoralement et les plaques interradiaires imbriquées adapicalement *(Aulechinus grayae)*. Chez les Bothriocidaroida, les plaques radiaires sont disposées sur deux colonnes, les interradiaires sur une seule *(Bothriocidaris pahleni)*. Les ambulacres des Paleochinoida sont formés de deux colonnes ou plus, dont les plaques s'imbriquent sur les plaques interambulacraires adjacentes, étagées sur au moins trois colonnes, exceptionnellement sur une seule *(Melonechinus multiporus)*.

Ordre des Lepidocentroida

L'ordre Lepidocentroida renferme les oursins les plus primitifs, souche probable de tous les oursins modernes. Seule, la famille **Echinothuridae** a des formes actuelles. Ce sont des Animaux mous, aux plaques reliées par des zones membraneuses qui donnent au test une grande souplesse. Les piquants de la face dorsale sont pourvus, près de leur extrémité, d'un sac glandulaire sécrétant un liquide venimeux. Les Echinothuridae sont surtout des êtres abyssaux, mais quelques espèces pénètrent sur le plateau continental *(Phormosoma placenta, Araeosoma fenestratum)*.

Ordre des Cidaroida

L'ordre Cidaroida renferme peut-être les plus beaux oursins connus. Leur test est solide, globuleux, à plaques ambulacraires simples, percées chacune d'une paire de pores seulement; ces plaques se continuent sur la membrane péristomienne jusqu'à la bouche, ainsi que les plaques interambulacraires, bien plus larges, et ornées chacune d'un gros tubercule, support d'un long et gros piquant. Le test dénudé est d'une grande beauté, avec ses énormes tubercules interradiaux cerclés de petits mamelons (*Cidaris cidaris, Eucidaris clavata* aux radioles en massue, *Cidaris blakei* dont les radioles sont hérissés de longues et fines épines serrées).

Ordre des Aulodontida

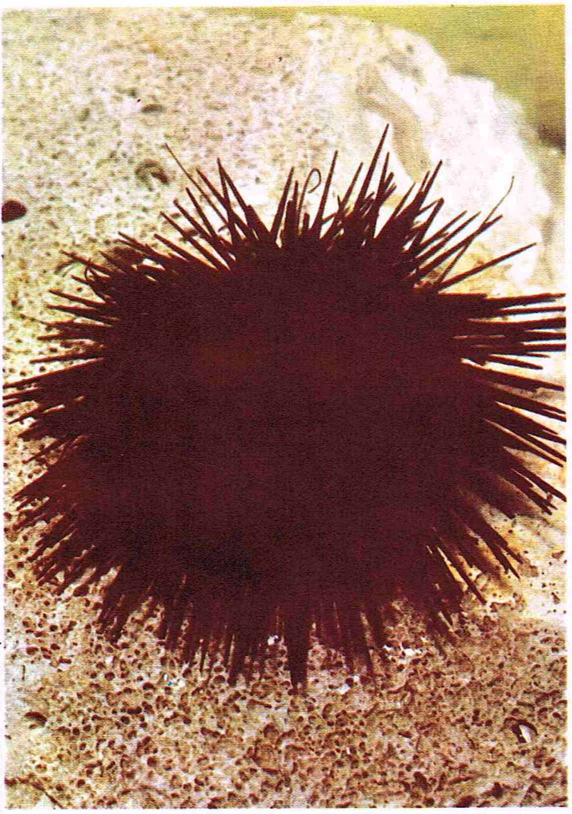
L'ordre Aulodontida doit son nom aux dents sans carène interne de la lanterne d'Aristote dont les épiphyses ne se réunissent pas au-dessus de la grande fenêtre des mâchoires. La famille **Diadematidae,** la plus importante de l'ordre, est remarquable par ses longs piquants creux, minces et pointus, pouvant atteindre trente centimètres de long ; ils sont munis de minuscules denticules et provoquent, de ce fait, de douloureuses blessures (*Diadema setosum, Astropyga radiata,* espèces indo-pacifiques, *Centrostephanus longispinus,* de Méditerranée et de la côte d'Afrique occidentale).

Ordre des Stirodontida

Les dents de la lanterne des Stirodontida sont carénées à l'intérieur, et les épiphyses ne sont pas jointives. *Stomopneustes variolaris* est le seul représentant actuel de la famille **Stomopneustidae**. La famille **Arbaciidae** est un peu mieux représentée; *Arbacia lixula,* vivant le long de nos côtes, d'un beau noir velouté, se reconnaît à son périprocte formé de quatre grandes plaques triangulaires égales et à un système de granules, l'*épistroma,* sculptant les plaques du test.

Ordre des Camarodontida

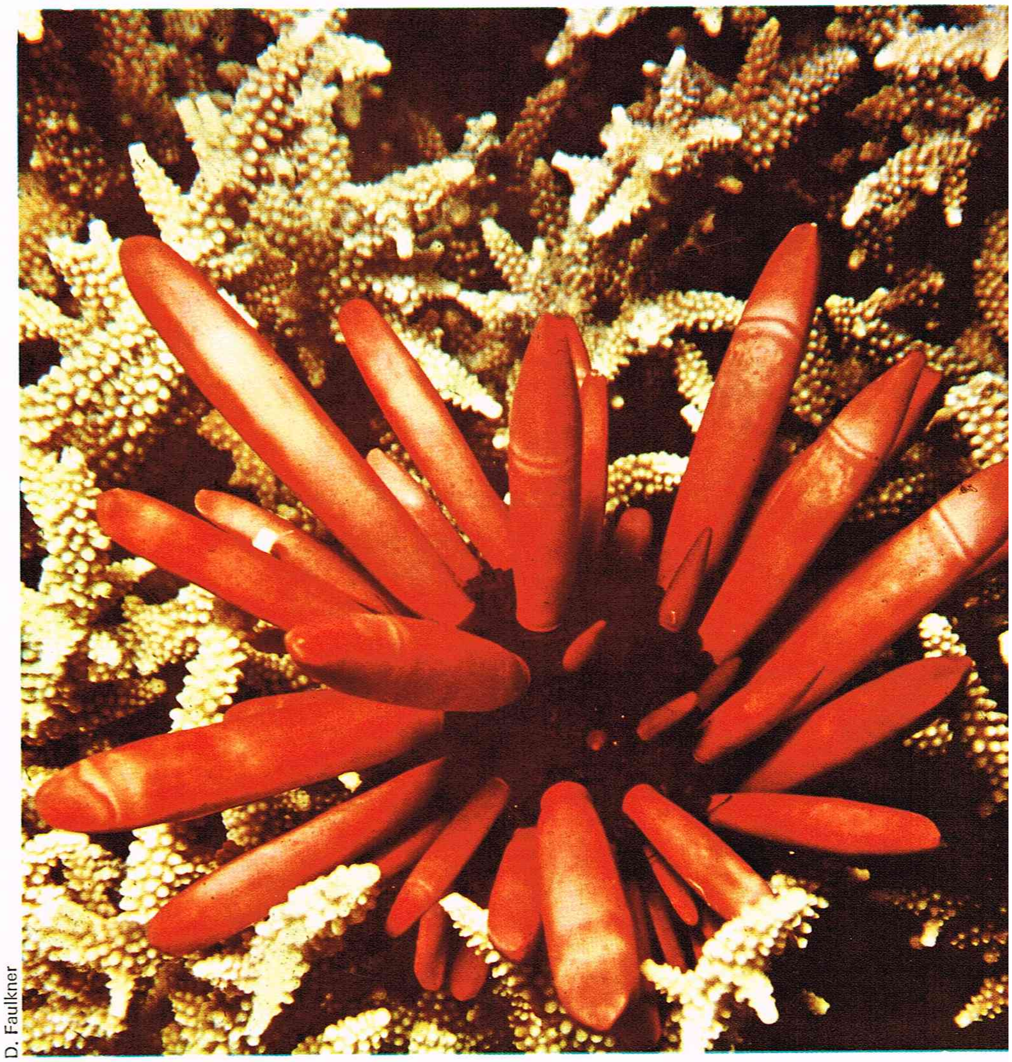
Les membres de l'ordre Camarodontida sont très répandus dans toutes les mers, et se répartissent en de nombreuses familles. Ils sont caractérisés par les épiphyses de leur lanterne, qui sont soudées au-dessus du sommet de chaque pyramide; les dents sont carénées sur leur face interne.



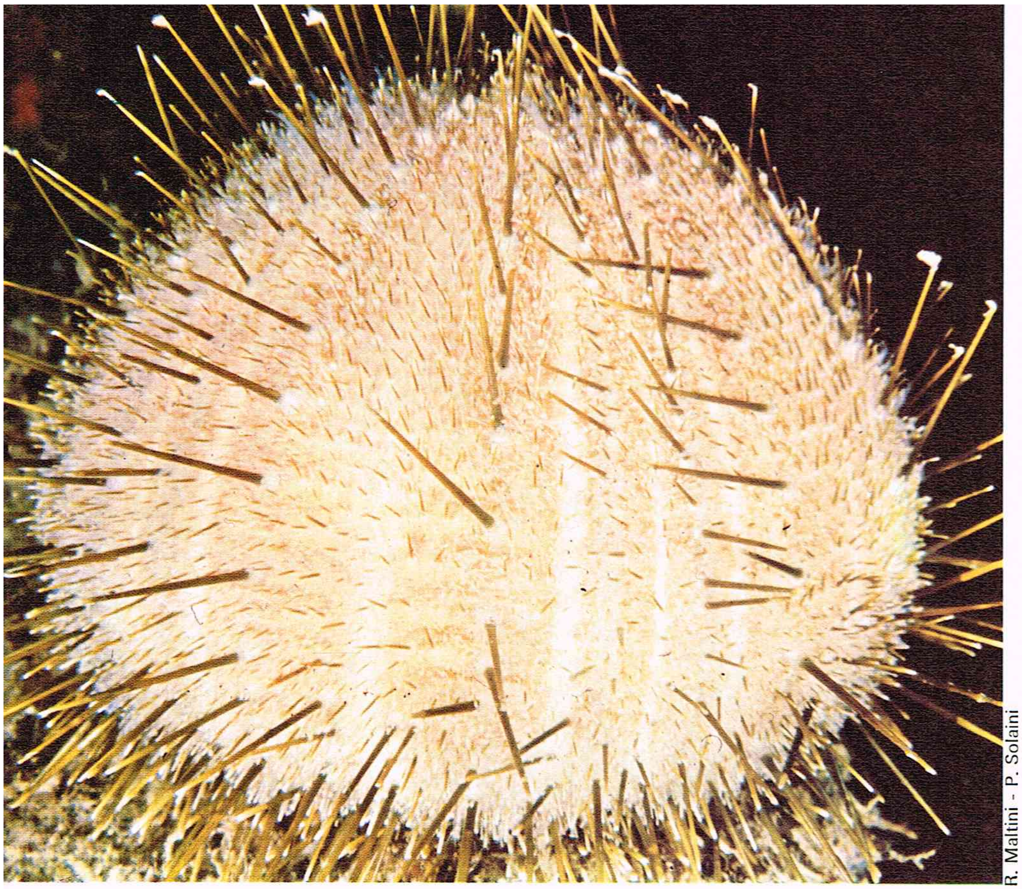
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◄ **Arbacia lixula,** ***oursin de couleur noire.***

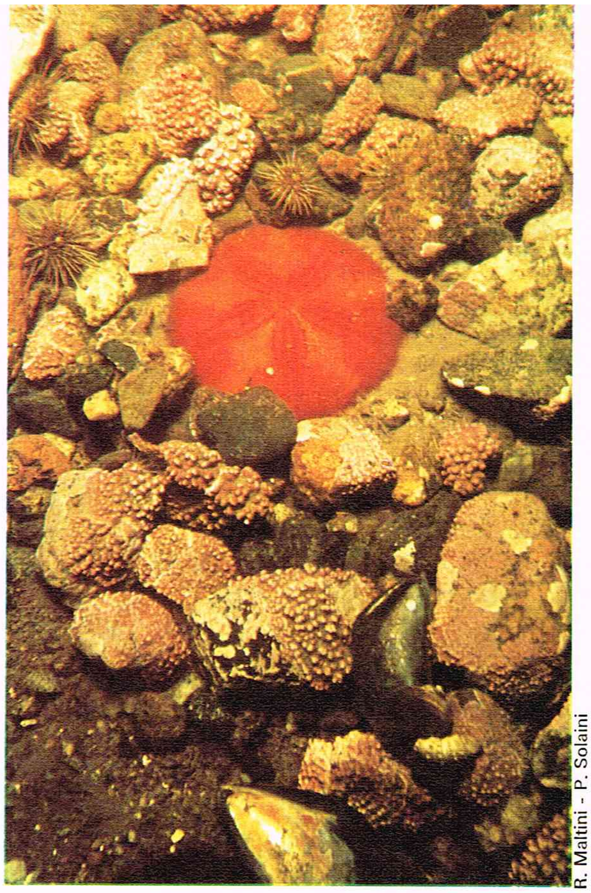
▼ **Heterocentrotus** ***(« oursin crayon ») des mers de Nouvelle-Calédonie.***



D. Faulkner



R. Maltini - P. Solaini



R. Maltini - P. Solaini

▲ *A gauche,* **Echinus melo,** *dont le test globuleux est armé de forts piquants; à droite,* **Echinarachnius parma,** *connu sous le nom vulgaire de « sand dollar ».*

Chez les **Temnopleuridae**, le test est sculpté par des fossettes et des rigoles réparties sur les plaques, qui sont unies par des trous et des nodules *(Genocidaris maculata,* de nos côtes, *Temnopleurus toreumaticus, Salmacis bicolor)*.

La famille **Toxopneustidae** est représentée, sur les côtes européennes, par le gros *Sphaerechinus granularis,* et, dans les mers tropicales, par plusieurs espèces dont le dangereux *Toxopneustes pileolus* pourvu de grands pédicellaires globifères, dont les glandes sécrètent un venin provoquant le relâchement des muscles, une narcotisation semblable à celle de la cocaïne, et parfois mort d'homme.

Les oursins de la famille **Echinidae** sont nombreux et bien représentés en Europe; l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* est vendu sur les marchés sous le nom de « châtaigne de mer »; *Echinus melo,* globuleux, aux beaux piquants verts, peut atteindre seize centimètres de diamètre; *Echinus acutus* et *E. esculentus,* un peu moins gros que le précédent, sont généralement ovoïdes pointus; ces trois oursins, soigneusement vidés et dépouillés de leurs piquants, ont longtemps servi de globe pour lampe de bureau.

Sous-classe des Irregularia

La sous-classe Irregularia comprend tous les oursins dont le périprocte et l'anus se sont déplacés hors du système apical. Ils se divisent en cinq ordres : *Pygasteroida,* fossiles exocycliques à plaques ambulacraires simples, *Holectopoida, Cassiduloida, Clypeastroida* et *Spatangoida,* ces deux derniers renfermant la grande majorité des espèces actuelles.

Ordre des Clypeastroida

Le test des Clypeastroida est aplati, allongé ou arrondi, couvert de très courts piquants soyeux. La bouche, située au centre de la face ventrale, est pourvue d'un appareil masticateur rudimentaire. L'anus s'est déplacé, et se trouve maintenant sur la face orale, parfois très près du bord. Sur la face dorsale, les ambulacres prennent une forme pétaloïde, et dessinent une rosace simulant les cinq pétales d'une fleur. Cet ordre est surtout abondant dans les eaux tropicales; *Clypeaster rosaceus* peut atteindre quinze centimètres de diamètre.

Les espèces des familles **Laganidae** et **Scutellidae** sont connues sous le nom vulgaire de « sand dollar » *(Echinarachnius parma)*. De nombreuses espèces de Scutellidae, tel *Encope grandis,* ont les bords du test percés de longues fentes, les lunules. Les *Rotula* sont pourvues de nombreuses et fortes digitations latérales *(Rotula augusti)*. L'un des rares représentants de l'ordre, des côtes d'Europe, est le minuscule *Echinocyamus pusillus,* d'une belle couleur verte.

Ordre des Spatangoida

Les Spatangoida, oursins en forme de cœur, ne possèdent aucun appareil masticateur à l'état adulte. Leur bouche a la forme d'une fente transversale arquée, munie d'une lèvre en bec de cuiller, que l'Animal utilise pour fouiller le sable ou la vase. Ils ont acquis une structure nouvelle, les fascioles, d'une grande importance systématique.

Les Spatangoida se divisent en deux sous-ordres : *Amphisternatina,* dont le plastron se termine par deux plaques accolées, *Meridosternatina,* à plastron terminé par une seule plaque.

Les *Amphisternatina* sont représentés sur nos côtes par des *Echinocardium* à fasciole interne et sous-anal, *Spatangus purpureus* qui n'a plus qu'un fasciole sous-anal, *Schizaster canaliferus,* à l'ambulacre antérieur profondément creusé, au fasciole péripétale émettant deux branches latérales dirigées en arrière, et par des **Brissidae**, notamment *Brissopsis lyrifera,* pourvu d'un fasciole péripétale rouge sombre en forme de lyre.

Les *Meridosternatina* sont des oursins très curieux, au test mince, très fragile, vivant généralement à grande profondeur; l'extrémité antérieure de *Pourtalesia jeffreysi,* espèce boréale en forme de sabot, est tronquée et élargie, et présente un profond sillon, où se trouve la bouche; l'extrémité postérieure est courte et étroite, le fasciole sous-anal très petit; *Echinosigra paradoxa,* des côtes d'Islande, ne dépassant pas quarante millimètres, est en forme d'urne; ces deux espèces possèdent des pédicellaires ophicéphales d'une grande élégance.

BIBLIOGRAPHIE

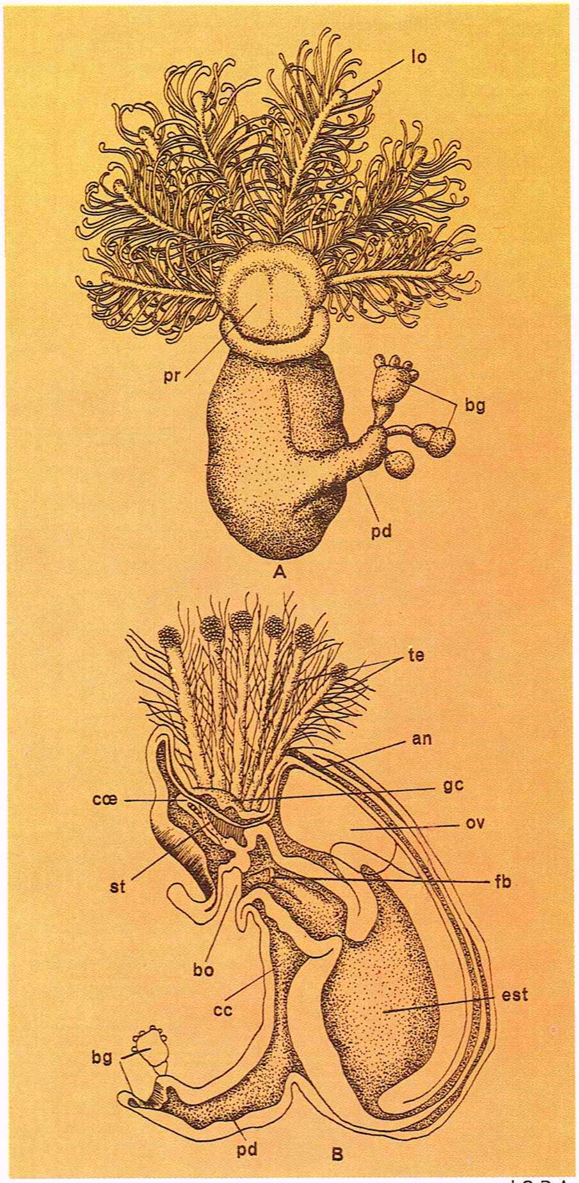
CHERBONNIER G., *le Roman des Échinodermes,* éd. Arc-en-ciel, Monaco, 1954; travaux divers 1940-1973. - CUÉNOT L., *Traité de zoologie* in GRASSÉ P.-P., XI, Échinodermes, Masson, Paris, 1946. - HYMAN L.M., *The Invertebrates : Echinodermata,* 4, New York, 1955. - KOEHLER R., *Échinodermes d'Europe,* I, 1924, II, 1927. - MORTENSEN Th., *Handbook of the Echinoderms of the British Isles,* Oxford, 1927.

LES STOMOCORDÉS

Le nom même de ce groupe est assez mal choisi. Il est dû à la « stomocorde », diverticule dorsal du pharynx situé en avant de la bouche (« stoma »). On lui a donné le nom de corde car les cellules qui la constituent sont grandes et vacuolisées, et ressemblent aux véritables cellules cordales. En fait, il s'agit seulement d'un phénomène de convergence.

La présence d'un pharynx perforé, remplissant les deux fonctions de respiration et de nutrition, ainsi que l'origine ectodermique du système nerveux et l'origine secondaire de la bouche (Deutérostomiens) sont des caractères communs aux Stomocordés et aux Cordés. Il faut noter aussi la symétrie bilatérale et la division du corps en trois régions. Par contre, le développement embryonnaire est proche de celui des Échinodermes !

Les Stomocordés sont divisés en deux classes : les Entéropneustes et les Ptérobranches ; elles sont si différentes d'aspect que seule une étude très poussée a permis d'établir leur parenté.



◄ ***Représentation schématique du Ptérobranche*** **Cephalodiscus dodecalophus** ***(A) vu par la face ventrale : lo, lophophore ; bg, bourgeons ; pd, pédoncule ; pr, protosome ; (B) vu en coupe sagittale : te, tentacules ; an, anus ; gc, ganglion cérébral ; ov, ovaire ; fb, fente branchiale ; est, estomac ; pd, pédoncule ; bg, bourgeons ; cc, cavité cœlomique ; bo, bouche ; st, stomocorde ; cœ, cœur.***

ENTÉROPNEUSTES

Les Entéropneustes *(Enteropneusta)*, ou balanoglosses sont tous marins, ont l'aspect de vers et vivent enfouis dans les sédiments meubles ou les récifs coralliens. Leur taille varie de quelques mm à 2,50 m. Sur les plages d'Europe, ils vivent près du niveau des basses mers, dans des tubes en U disposés verticalement dans le sable ou dans la vase. L'orifice antérieur est un petit entonnoir grâce auquel l'Animal ingère le sable et les particules alimentaires qui s'y trouvent. L'orifice postérieur, où débouche l'anus, est marqué à la surface du sédiment par un gros tortillon de sable, résidu de la digestion. Les Entéropneustes sécrètent un mucus luminescent à l'odeur forte. Leur tube sert souvent de refuge à de nombreux organismes, à tel point qu'une espèce de la côte Ouest des États-Unis a été baptisée localement « ver aubergiste ».

Le corps d'un Entéropneuste est divisé en trois parties d'aspect très différent.

Le *proboscis*, très musclé, situé en avant de la bouche, est un organe fouisseur. Il contient la stomocorde, diverticule préoral, et une cavité cœlomique. Cette dernière est très structurée : une partie se différencie en organe excréteur, le *glomérule*, une autre, la *vésicule cardio-péricardique*, s'accole à un gros sinus sanguin et ses contractions assurent la propulsion sanguine ; enfin ce cœlome s'ouvre à l'extérieur par un *cœlomoducte*.

C'est à la partie antérieure et dorsale du *collier* que s'ouvre la bouche. Le système nerveux se condense dorsalement pour former un tube médullaire, qui, dans une certaine mesure, joue le rôle de système nerveux central. Un second cœlome s'ouvre à l'extérieur par deux pores.

Le *tronc*, très long, contient le tube digestif. Le pharynx est un tube à paroi épaisse, dont la partie dorsale, percée de fentes en U, a une fonction respiratoire ; sa partie ventrale sert à acheminer la nourriture. Le pharynx débouche dans un œsophage à paroi plissée ; celui-ci est prolongé par l'*intestin hépatique*, muni de diverticules dorsaux sécréteurs. L'intestin se prolonge jusqu'à l'extrémité du corps. Deux expansions en forme de lame, qui s'étendent sur toute la longueur des portions pharyngienne et hépatique du corps, protègent les branchies et contiennent les gonades. Le système nerveux, très superficiel, est constitué par un nerf ventral et un nerf dorsal. Deux grands sinus sanguins parcourent le tronc, et se raccordent par un réseau de capillaires.

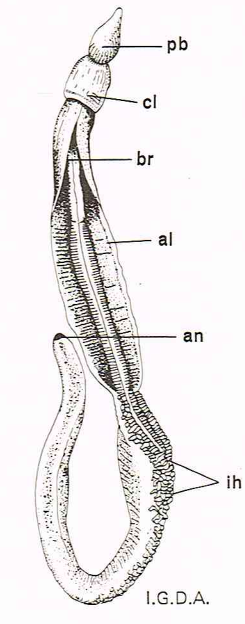
Chez les Entéropneustes, les sexes sont séparés. Il n'y a pas d'accouplement et les produits génitaux sont émis dans l'eau de mer. Après la fécondation, les œufs subissent une segmentation totale. La gastrulation et la formation des cœlomes transforment l'embryon en larve nageuse, ou *tornaria*, très semblable à la larve *bipinnaria* des étoiles de mer. Après une phase de nage active, la larve se métamorphose, et prend l'aspect d'un jeune Entéropneuste.

PTÉROBRANCHES

Les Ptérobranches *(Pterobranchia)* sont marins, vivent en profondeur, sont coloniaux et ressemblent à des Bryozoaires. Libres ou fixés, ils se nichent dans des logettes chitineuses. Le corps, long de 1 à 5 mm, a la structure d'un Entéropneuste aplati latéralement. Sur le collier se développe le *lophophore* constitué par deux lobes plumeux qui ont fourni son nom au groupe *(pteron = aile)*.

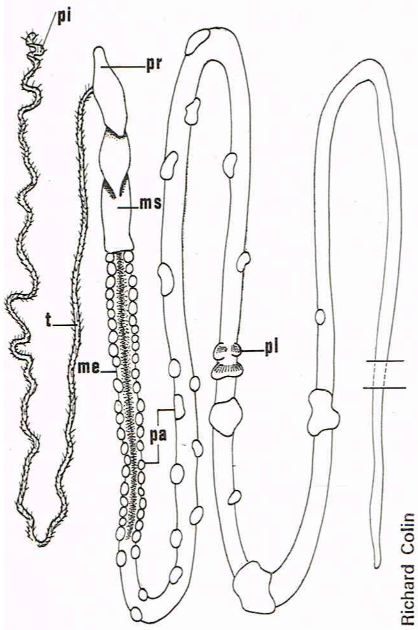
La biologie des Ptérobranches est très mal connue. Les individus sont réunis les uns aux autres par un stolon interne chitineux, pigmenté en noir. Les bourgeons se forment en des points quelconques de ce dernier. Le stolon noir ressemble beaucoup au rhabdosome des Graptolithes, Invertébrés fossiles dont les parties molles ne sont pas connues. Beaucoup de spécialistes considèrent les Graptolithes comme un groupe de Stomocordés voisin des Rhabdopleures qui se serait très largement étendu au Primaire avant de s'éteindre totalement.

▼ **Balanoglossus clavigerus** ***(Entéropneustes) : pb, proboscis ; cl, collier ; br, région branchiale ; al, ailes génitales ; an, anus ; ih, intestin hépatique.***



BIBLIOGRAPHIE

DAVIDOFF C., *Embranchement des Stomocordés*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, Masson, Paris.



▲ *Représentation schématique d'un Pogonophore sorti de son tube : me, métasome; ms, mésosome; pa, papilles; pi, pinnule; pl, plaquettes chitineuses : pr, prosome; t, tentacule.*

LES POGONOPHORES

Les Pogonophores, appelés communément « porteurs de barbe », forment le dernier groupe découvert par les zoologistes à qui ils posent un certain nombre d'énigmes, non qu'ils soient rares, mais leur présence est très discrète. La plupart des espèces se présentent sous la forme de fils très fins, de 0,1 à 0,5 mm de diamètre pour une longueur de 5 à 10 cm. Les géants du groupe ont 2,5 mm de diamètre et 30 cm de long. Ils sont toujours enfermés dans des tubes annelés. Même pour un zoologiste habile, l'extraction d'un Pogonophore de son tube est une opération délicate. Malgré ces difficultés, leur structure est maintenant de mieux en mieux connue.

Ils ont typiquement des caractères de Cordés : système nerveux superficiel, hémoglobine et sens de la circulation sanguine. Certains chercheurs pensent que la présence de chitine les rapproche des Invertébrés. En général on les place au voisinage des Entéropneustes; leur corps, comme celui de ces derniers, est divisé en trois parties.

La partie antérieure, ou *prosome,* porte de fins tentacules garnis de pinnules. Chaque pinnule, quelle que soit sa taille, est constituée d'une seule cellule, et est traversée par deux vaisseaux capillaires. Le système circulatoire auquel ils se raccordent est entièrement clos, comme chez les êtres les plus évolués.

Les deux autres parties du corps, le *mésosome* et le *métasome,* portent des papilles et des ceintures de plaquettes chitineuses que l'Animal utilise pour se déplacer dans son tube, à la façon des Annélides Polychètes.

Le système nerveux est entièrement cutané; il n'y a pas d'organes des sens différenciés. Le système circulatoire clos est formé de deux vaisseaux. Le vaisseau dorsal porte un cœur et le sang est propulsé d'avant en arrière comme chez les Vertébrés. Situées dans le cœlome du mésosome, les gonades forment deux organes allongés. Les sexes sont séparés. La fécondation s'effectue dans le tube de la femelle. Elle est assurée par un spermatophore où sont réunis les spermatozoïdes. Les œufs se développent dans la partie supérieure du tube, qu'ils obstruent complètement.

Le caractère le plus curieux des Pogonophores est l'absence totale de tube digestif. On en est donc réduit à des hypothèses pour expliquer leur mode d'alimentation. Aucune des théories actuelles n'est pleinement satisfaisante. Certains chercheurs pensaient à une absorption directe par la peau des protéines dissoutes dans l'eau de mer; mais le corps est entièrement recouvert d'une cuticule. Il pourrait y avoir absorption au niveau des pinnules, qui sont bien irriguées, car la cuticule est très mince à ce niveau. On a pensé également à une digestion externe, mais aucune glande sécrétrice d'enzymes n'a été mise en évidence. Il est possible que des Bactéries de la vase, vivant au contact des Animaux, puissent libérer des produits nutritifs que les Pogonophores absorberaient.

Les Pogonophores vivent souvent en amas compacts dans les vases des mers froides et dans la zone abyssale. Chaque année on en récolte dans de nouvelles régions géographiques. Ils ont certainement colonisé toutes les mers. Le groupe est très ancien, puisque des tubes fossilisés ont été découverts.

Les difficultés que l'on a à les capturer, dues à la profondeur de leur habitat et à leur fragilité, ajoutées aux difficultés d'élevage, rendent aujourd'hui précaires les réponses aux nombreuses questions que pose ce groupe.

BIBLIOGRAPHIE

IVANOV A.V., *Pogonophora,* Academic Press, New York, 1963.

LES CORDÉS

La notion de « Cordé » n'a que cent ans. Elle ne tient compte ni de l'aspect des Animaux ni de leur organisation à l'état adulte, mais seulement de leur embryologie. La notion de « Vertébré », du Poisson à l'homme, paraît évidente, mais la notion de « Cordé » peut surprendre. Parler de « cousins » de l'homme à propos d'êtres fixés, à structure d'Invertébrés, sans tête différenciée, et que l'on confond souvent avec des Algues ou des Éponges, voilà qui choque à première vue.

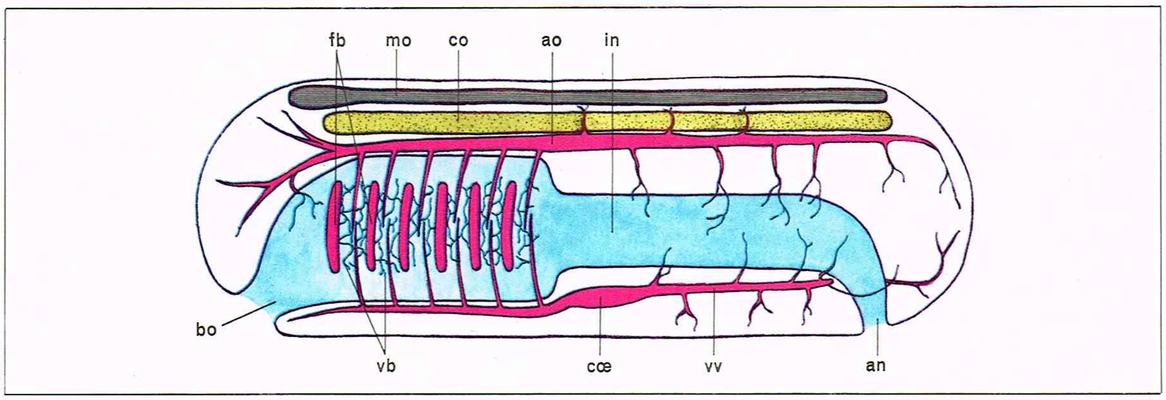
Dans l'enthousiasme de la découverte d'une parenté entre les larves d'Ascidies et celles des Vertébrés, les anciens systématiciens avaient groupé dans le phylum des Cordés les Vertébrés, les Céphalocordés, les Ascidies, les Thaliacés, les Appendiculaires, les Entéropneustes, les Ptérobranches et les Pogonophores.

Il est certain que pour les cinq premiers groupes énumérés, le développement embryologique suit le même cours : ce sont de véritables Cordés. Pour les autres groupes, les affinités sont très discutées. La tendance actuelle serait plutôt de séparer ces formes en plusieurs phylums, tout en leur gardant une vague parenté. Mais il ne faut pas pour autant leur attribuer un ancêtre commun. Tous sont très anciens, les fossiles le prouvent. Ils proviennent probablement de souches proches les unes des autres, mais dont l'évolution s'est prolongée jusqu'à enlever à leurs descendants actuels toute ressemblance entre eux.

On groupe sous le nom de Cordés les Urocordés, les Céphalocordés et les Vertébrés. Il s'agit là de la plus grande réussite de l'évolution, puisque les Cordés forment le groupe zoologique qui s'est le plus diversifié et qui a le mieux colonisé la planète. Partout où la vie est présente, il y a des Cordés. Sous une diversité structurale considérable, les Cordés cachent une unité fondamentale. Celle-ci n'apparaît vraiment qu'au moment des toutes premières phases du développement de l'œuf. Les différenciations qui conduisent aux trois groupes de Cordés vont se faire très tôt.

Après la segmentation, l'embryon se creuse, une partie des cellules qui se trouvaient en surface pénètrent dans la cavité interne, et forment une ébauche de cavité digestive, l'*archenteron,* ouvert à l'extérieur par le *blastopore*. Chez les Céphalocordés et les Vertébrés, le fond de l'archenteron s'invagine une seconde fois pour former une nouvelle cavité, ou *cœlome,* qui s'isole de l'archenteron et qui deviendra plus tard la cavité générale. Chez les Urocordés, des cellules migrent entre la couche externe ou *ectoderme* et la couche interne ou *endoderme,* sous forme de cavité. Chez tous les Cordés, sur l'axe dorsal du corps, se creuse une gouttière. La lèvre du blastopore croît et recouvre cette gouttière pour la transformer en tube, ébauche du système nerveux. Sous cette première ébauche tubulaire se différencie une baguette rigide, la *corde,* formée de grandes cellules vacuolaires alignées. Cette structure squelettique est l'ébauche de la colonne vertébrale des Vertébrés. Chez tous les Invertébrés, sauf chez les Échinodermes, le blastopore fait office de bouche. Chez les Cordés, celle-ci se perce secondairement.

Puis, chez tous les Cordés, le corps s'allonge. Chez les Urocordés (de *oura,* la queue), seuls le tube nerveux et la corde vont croître vers l'arrière; le tube digestif ne suit pas. Par contre, chez les autres Cordés, tous les organes accompagnent l'allongement du tube nerveux et de la corde. Chez les Céphalocordés et les Vertébrés, le corps se métamérise : il s'organise en une série de segments, tous semblables, qui se succèdent d'avant en arrière. Pendant ce processus, la partie antérieure du tube digestif se perfore et va jouer un rôle respiratoire. Chez les Céphalocordés et les Vertébrés, les perforations sont



I.G.D.A.

◀ ***Schéma de la structure interne d'un Cordé : bo, bouche; fb, fente branchiale; mo, moelle épinière; co, corde dorsale; ao, aorte dorsale; in, intestin; an, anus; vv, vaisseau ventral; coe, cœur; vb, vaisseaux branchiaux.***

métamériques et se succèdent dans les segments du corps. Les Céphalocordés (de *cephalè,* la tête) vont en rester à ce stade. Les Vertébrés poursuivent leur développement; des massifs cartilagineux se forment autour de la corde, se soudent segment par segment et donneront les vertèbres. Le développement des Urocordés diverge de celui des autres Cordés. Après une courte phase de vie larvaire, ils se métamorphosent en Invertébrés, perdent leur corde et leur tube nerveux. Un nouveau système nerveux, formé d'un ganglion et de nerfs, va se constituer.

Les Cordés se divisent donc facilement en trois phylums : les Urocordés, les Céphalocordés et les Vertébrés.

Les *Urocordés* ou *Tuniciers,* tous marins, comprennent les Ascidies benthiques, les Thaliacés pélagiques et les Appendiculaires, ou Perennicordés, qui gardent leur corde larvaire durant toute leur vie.

Les *Céphalocordés,* ou *Acraniens,* tous marins, gardent une structure larvaire de Vertébré. Il n'en existe que quelques espèces dans le monde.

Les *Vertébrés,* aquatiques ou terrestres, se divisent en nombreux groupes : les Agnathes ou Cycloptères, (dépourvus de mâchoires), les Sélaciens (Poissons cartilagineux), les Ostéichthyens (Poissons osseux), les Amphibiens, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

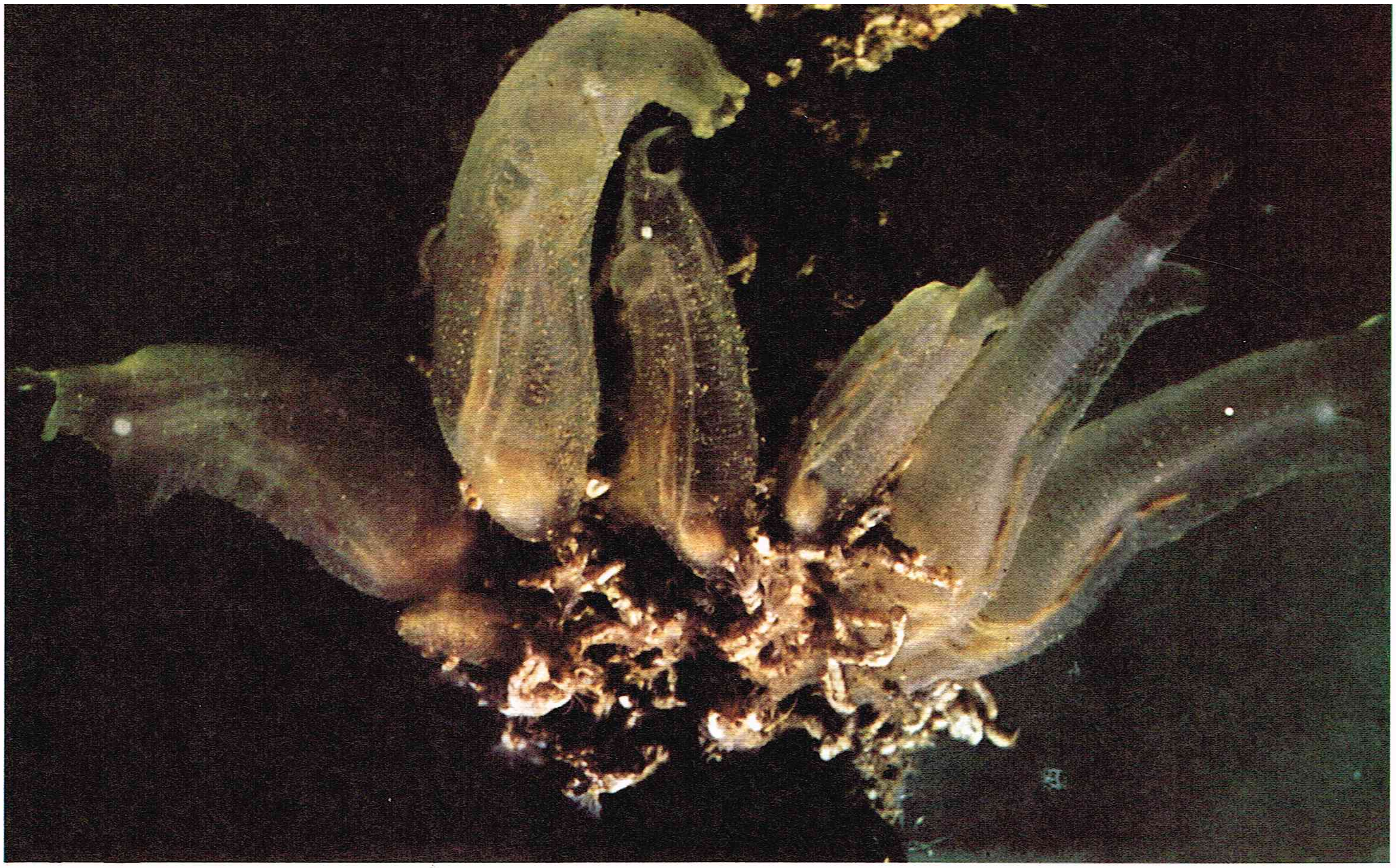
Les nombreuses questions que pose l'origine des Cordés ne sont pas encore résolues. Grâce à leur squelette, les Vertébrés se fossilisent bien, et l'on connaît donc bien leur évolution; mais ils sont apparus tardivement, au Silurien, alors que tous les autres groupes zoologiques étaient déjà bien représentés. On connaît des fossiles plus anciens, mais leur identification est douteuse et leur interprétation change périodiquement. Les Procordés, de consistance molle, ne sont pas connus à l'état de fossiles. Les Ascidies sont représentées dans les roches par leurs spicules calcaires dès le début du Secondaire, et sous les formes de leurs représentants actuels. Il est probable que les formes sans squelette des Cordés sont apparues très tôt, en même temps que les autres groupes, mais nous n'en avons aucune preuve. A vrai dire, seuls les critères embryologiques permettent de concevoir un lien entre les Urocordés et les Vertébrés.

BIBLIOGRAPHIE

BARNES R.P., *Invertebrate Zoology,* Saunders Ed., Philadelphie, 1968. - BARRINGTON E., *The Biology of Hemicordata and Procordata,* W.H. Freeman ed., San Francisco, 1965. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie, Anatomie, systématique, biologie,* t. XI, Masson, Paris, 1966. - GRASSÉ P.-P., POISSON R. et TUZET O., *Zoologie,* t. I, *Invertébrés,* Masson, Paris, 1961. - HYMAN L.H., *The Invertebrates,* vol. 5, *Smaller Coelomate Groups,* Mc Graw-Hill ed., New York, 1959. - PRENANT M., *Procordés,* t. I et II, Hermann ed., Paris, 1936.

CLASSIFICATION DES CORDÉS

EMBRANCHEMENTS		CLASSES
UROCORDÉS ou TUNICIERS		*Ascidies* *Thaliacés* *Appendiculaires*
CÉPHALOCORDÉS ou ACRANIENS		
VERTÉBRÉS ou CRANIOTES	*Super-classe des Poissons*	*Cyclostomes* *Chondrichthyens* *Ostéichthyens*
		Amphibiens *Reptiles* *Oiseaux* *Mammifères*



G. Relini

LES UROCORDÉS

▲ *Fixé au rocher, un groupe de* **Ciona intestinalis** *dont la transparence de la tunique permet de discerner les structures internes; les Cionidae sont abondants dans les ports et sur les coques des bateaux.*

Un observateur non averti ne distinguera pas nécessairement au premier coup d'œil un Tunicier d'une Éponge, d'une Algue ou même de la roche. Solitaires ou coloniaux, fixés sur les roches, libres dans le sable ou pélagiques, leur taille va de moins d'1 mm à 60 cm pour les espèces solitaires. Certaines colonies peuvent dépasser 10 m. Certains Tuniciers étaient connus depuis l'Antiquité, mais l'unité du groupe n'était pas soupçonnée. Linné lui-même classait les espèces solitaires dans les Mollusques et les espèces coloniales au voisinage des Alcyonaires et des coraux, dans les « Animaux-plantes » ou les « Animaux-pierres ». C'est en 1816 seulement que Savigny découvrit l'unité structurale des Tuniciers et en fit une classe de Molluscoïdes proche des Céphalopodes. Ce n'est qu'en 1871 que Kowalevski, en étudiant leur larve, établit les rapports qui lient les Tuniciers aux Vertébrés.

Organisation générale

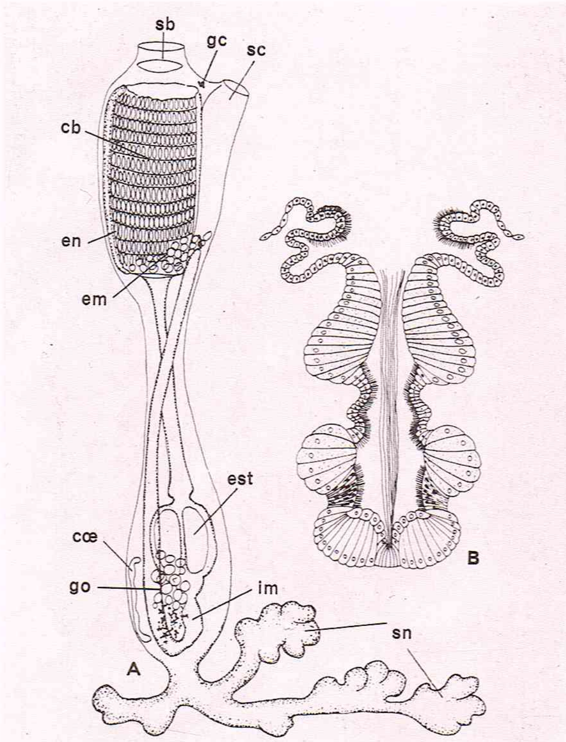
Les Tuniciers sont protégés par une enveloppe cellulosique dont la consistance est très variable puisqu'elle peut rappeler celle de la gélatine aussi bien que celle du cuir. Cas unique dans le règne animal, cette tunique est composée à 60 % d'une substance très voisine de la cellulose végétale : la tunicine. Les 40 % restants sont constitués de substances azotées (27 %) et de sels minéraux (13 %). Contrairement à tous les tubes, gaines ou carapaces des autres Animaux, la tunicine n'est pas sécrétée par un épithélium, mais elle est formée par le sang qui circule dans la tunique. C'est une structure fondamentale des Tuniciers. Chez certaines espèces, elle est consolidée par des organites calcaires, les spicules, qui se présentent sous la forme de petits disques ou d'étoiles. La différence d'acidité entre l'eau de mer, un peu alcaline, et le sang acide du Tunicier provoque la précipitation du calcaire qui est à l'origine de ces spicules.

L'organisation des Tuniciers présente des caractères très importants : l'absence de métamérisation du corps, l'absence d'un véritable cœlome, et une asymétrie fondamentale qui apparaît déjà chez la larve et même dès la première division de l'œuf; tous les organes sont décalés par rapport à l'axe du corps; cette asymétrie est souvent masquée au cours du développement, mais on en retrouve toujours la trace.

Malgré leur grande diversité d'aspect, tous les Tuniciers ont en commun certains traits anatomiques. Le tube digestif est toujours constitué de quatre parties. La première est un pharynx perforé, ou sac branchial, dans lequel l'eau pénètre par le siphon buccal. Ce pharynx joue un double rôle de respiration et de filtration des particules alimentaires. L'eau, après avoir traversé les perforations ou *stigmates,* passe dans deux cavités latérales, les *cavités cloacales,* qui se réunissent sur la face dorsale et s'ouvrent à l'extérieur par un siphon cloacal exhalant. Un mucus, sécrété par la gouttière ventrale, ou *endostyle,* enveloppe les particules alimentaires que le pharynx avait retenues. Puis, la lame ou les languettes dorsales *(raphé)* les rassemblent en un cordon, qui pénètre alors dans la seconde partie du tube digestif, l'œsophage. Les aliments parviennent ensuite dans l'estomac, partie la plus élargie du tube digestif, puis dans l'intestin. Les fécès, évacués par l'anus dans la cavité cloacale, sont ensuite rejetés à l'extérieur.

Le système circulatoire est constitué d'un cœur, simple épaississement d'un vaisseau, entouré d'une vésicule péricardique contractile; certains auteurs voient là le reste du cœlome. Le sang est pulsé dans des lacunes ou sinus sanguins creusés dans le corps; les plus importants se situent sous l'endostyle et le raphé. Le cœur effectue quelques pulsations dans un sens, s'arrête, puis envoie le sang dans l'autre sens. Le sang est constitué d'un plasma et de cellules circulantes de types variés : lymphocytes, amebocytes, phagocytes, néphrocytes, etc.

Le système nerveux comprend un ganglion plein situé entre les siphons, et des nerfs amyéliniques dont le tracé est très difficile à suivre. Sur le côté du ganglion nerveux se trouve une *glande hyponeurale,* dont le rôle est fondamental dans le cycle biologique des Tuniciers. Bien qu'elle débouche à l'extérieur par le tubercule vibratile situé en avant du raphé, cette glande semble aussi avoir un rôle endocrinien. C'est l'emplacement du ganglion nerveux, considéré comme dorsal par analogie avec les Vertébrés, qui sert à orienter les Tuniciers.



I.G.D.A.

EMBRANCHEMENT DES UROCORDÉS

Classe des Ascidies

- ○ *Ordre des Aplousobranches*
- ○ *Ordre des Phlébobranches*
- ○ *Ordre des Stolidobranches*
- ○ *Ordre des Aspiraculates*

Classe des Thaliacés

- □ *Sous-classe des Pyrosomes*
- □ *Sous-classe des Dolioles*
- □ *Sous-classe des Desmomyaires*

Classe des Appendiculaires

▲ ***A gauche, A, représentation schématique de l'organisation interne de*** **Clavelina lepadiformis** ***: sb, siphon buccal; gc, ganglion cérébral; sc, siphon cloacal; est, estomac; im, intestin moyen; go, gonade; sn, stolon bourgeonnant; cœ, cœur; em, embryons incubés dans la cavité cloacale; en, endostyle; cb, cavité branchiale. B, coupe de l'endostyle.***

Reproduction

Les Tuniciers sont presque sans exception tous hermaphrodites. Les gonades contiennent les éléments mâles et femelles; bien souvent, les œufs et les spermatozoïdes sont mûrs en même temps; l'autofécondation est quelquefois possible. Il n'y a jamais d'accouplement. Les produits génitaux mâles sont toujours rejetés dans l'eau de mer, les œufs le sont souvent, et le développement s'effectue alors dans l'eau. Parfois, les œufs sont fécondés dans le corps de l'individu mère, soit dans l'oviducte, soit dans des poches incubatrices; l'œuf est entouré de cellules folliculaires appartenant à la mère. La segmentation de l'œuf est complète, sauf chez les Pyrosomes. Dans certains cas, les cellules folliculaires s'intègrent à l'embryon. Le développement donne en général une larve nageuse pourvue d'une corde, mais dans certains cas, le développement est direct.

En plus de la reproduction sexuée, les Tuniciers coloniaux bourgeonnent et se multiplient par voie asexuée. Les modalités de bourgeonnement sont très variables selon les groupes.

Écologie

Les Tuniciers comprennent environ trois mille espèces et vivent dans tous les milieux marins, de la zone des marées aux plus grandes profondeurs, et dans le plancton de toutes les mers. L'immense majorité des espèces ne supporte pas le dessalement. Aucune espèce ne peut vivre dans une eau dont la salinité est inférieure à 15 °/₀₀.

SYSTÉMATIQUE

Les Tuniciers se divisent en trois classes : les Ascidies, benthiques, les Thaliacés, pélagiques, et les Appendiculaires, pélagiques, qui gardent toute leur vie une corde dorsale.

ASCIDIES

Les Ascidies *(Ascidiacea)*, sont des Tuniciers typiques, simples ou coloniaux, dont la structure est constante, bien que le développement plus ou moins grand d'une partie du corps puisse modifier profondément leur aspect. La structure coloniale ne modifie que l'aspect externe. La taille des individus vivant sur nos côtes peut varier de 0,5 à 30 cm de longueur. Ils vivent généralement fixés sous les rochers.

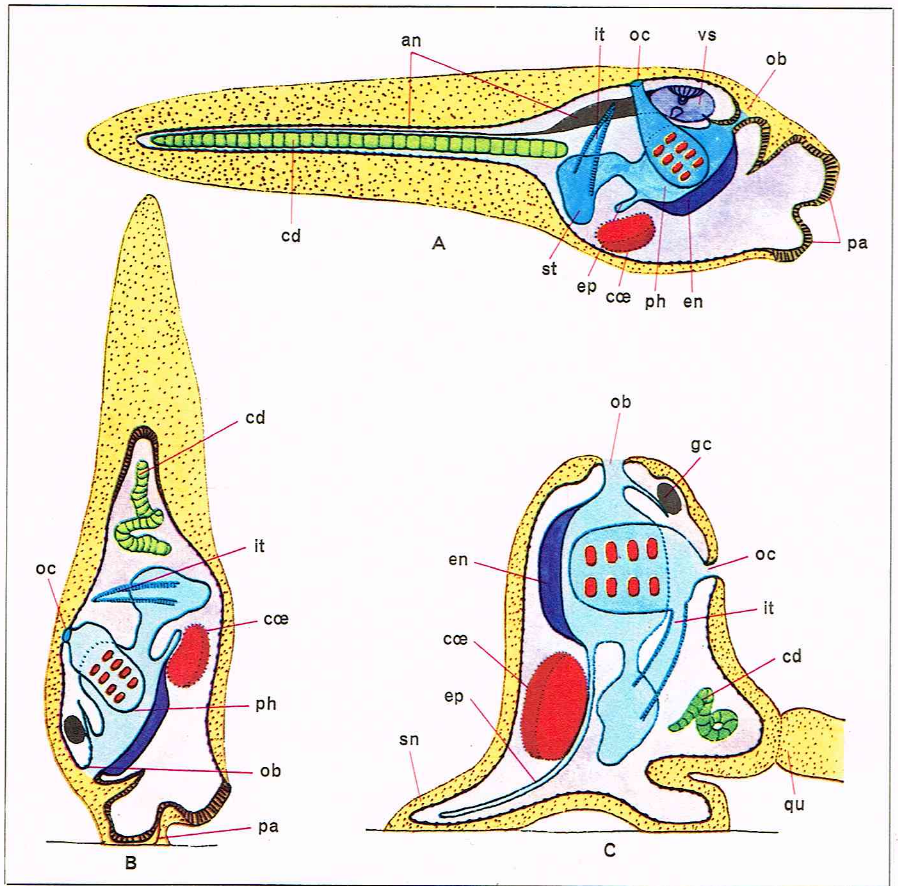
Typiquement, une Ascidie simple se présente sous la forme d'une petite outre percée de deux orifices : le siphon buccal ou inhalant, généralement le plus éloigné du support, et le siphon cloacal ou exhalant. Des muscles circulaires permettent la fermeture des siphons, mais si l'on touche l'Animal, il se contracte et expulse l'eau en un ou deux jets. L'eau est aspirée par le siphon buccal, filtrée à travers le sac branchial et rejetée par le siphon cloacal.

Le sac branchial forme presque toujours la plus grande partie du corps; il est très vascularisé et joue un rôle respiratoire, mais sert aussi à la capture des aliments en suspension dans l'eau. Les perforations du sac branchial sont ciliées, et le battement des cils est le moteur principal du courant d'eau. L'endostyle sécrète en permanence un film muqueux, rassemblé en un cordon à droite du raphé dorsal; celui-ci est toujours un peu décalé sur la gauche. Le cordon alimentaire pénètre dans l'œsophage, se pelotonne dans l'estomac et transite, avant d'être évacué par l'intestin. L'estomac possède une paroi glandulaire et est quelquefois couvert d'un « foie » différencié. Dans l'estomac débouche aussi une glande située le long de l'intestin : la glande pylorique.

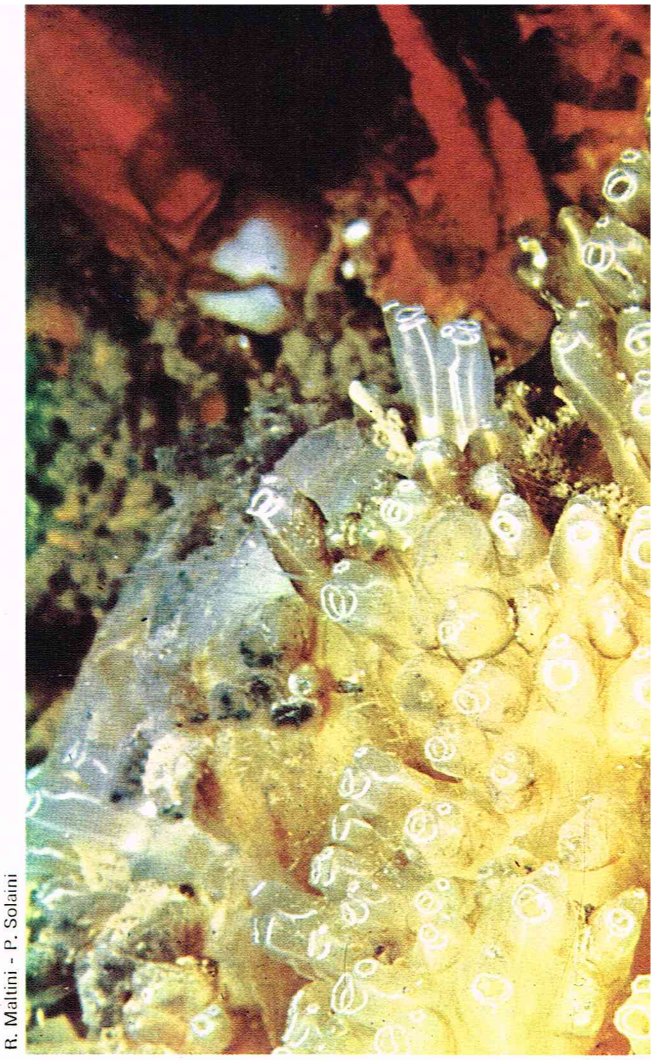
Chez les Ascidies, l'excrétion est encore mal connue. Une partie des produits d'excrétion est libérée à l'extérieur sous forme d'ammoniaque et de ptérines, en particulier d'isoxanthoptérine, qui n'est autre que la vitamine B_{12}; mais une autre partie est stockée, d'abord par des cellules sanguines spécialisées, qui conservent les urates sous forme de cristaux ou de pigments. Dans certains cas, ces cellules s'accumulent en certains points ou lignes de pigment, par exemple chez *Clavelina lepadiformis*. Certaines familles possèdent une série de vésicules d'accumulation. Enfin les Molgulidae possèdent à droite, le long du cœur, une vésicule creuse, le « rein d'accumulation ».

Le système nerveux est typique des Urocordés. Les organes des sens, très mal connus, semblent diffus et réduits à l'état de cellules isolées. On a pu mettre en évidence une sensibilité tactile, un sens chimique et une « audition » (sensibilité aux vibrations), mais, malgré la présence sur certaines espèces de taches dites oculaires, la sensibilité à la lumière est très faible.

Le rôle endocrinien de la glande hyponeurale est démontré, en particulier sur l'activité génitale. D'autres organes, comme l'endostyle et certaines cellules isolées



I.G.D.A.



R. Maltini - P. Solaini

▲ *A gauche, schéma de la métamorphose d'une Ascidie : A, larve libre; B, fixation de la larve même; C, rotation et régression de la queue : an, axe neural; cd, corde dorsale; cœ, cœur; en, endostyle; ep, tube épicardique; gc, ganglion cérébral; it, intestin terminal; ob, orifice branchial; oc, orifice cloacal; pa, papille adhésive; ph, pharynx; qu, queue; sn, stolon; st, stomodeum; vs, vésicule sensorielle.*

▲▶ *Colonie de Tuniciers Polycitoridae :* **Clavelina lepadiformis.**

le long du tube digestif, ont peut-être aussi une telle fonction, sans qu'on ait pu le démontrer réellement. L'impossibilité actuelle de procéder à des ablations autres que celle du complexe nerveux ne facilite pas l'interprétation.

L'immense majorité des Ascidies est hermaphrodite. Après un développement typique de Cordé, la larve se métamorphose. Dans certains cas d'incubation, la métamorphose peut se produire dans le corps de la mère. La larve nageuse est pourvue d'une ou de deux vésicules sensorielles (ocelle et otolithe) situées au contact du ganglion nerveux, et, vers l'avant, d'un volumineux organe de fixation constitué de ventouses adhésives entourées de papilles. La durée de la vie active de la larve est courte : de trois minutes à trois jours. Sa nage est désordonnée et très lente, de l'ordre de quelques millimètres par seconde; elle est donc portée par les courants. Au moment où elle heurte le substrat, la métamorphose s'accomplit; la larve se fixe par les ventouses et très vite la queue régresse. La corde, le tube nerveux et la musculature caudale s'histolysent, la face dorsale antérieure de la larve se développe et place le siphon buccal à l'opposé du substrat. La vésicule nerveuse antérieure se désorganise, et à son emplacement s'édifie le complexe neuro-glandulaire. Les derniers vestiges à disparaître sont l'ocelle et l'otolithe qui peuvent persister quelques jours. Chez certaines Ascidies composées comme *Diplosoma,* le bourgeonnement peut commencer avant la métamorphose.

En plus de la reproduction sexuée, beaucoup d'Ascidies se reproduisent par bourgeonnement et forment des colonies. Les modes de bourgeonnement sont très nombreux et souvent caractéristiques d'une famille.

Les Ascidies sont représentées dans toutes les mers du globe, de la zone des marées aux plus grandes profondeurs où elles sont d'ailleurs abondantes et très variées. Seules quelques-unes (moins de 5 % des espèces) supportent un certain dessalement ou des variations de salinité. Tous les types de milieux sont occupés, mais l'abondance maximale se situe en zone rocheuse dans les cinquante premiers mètres de profondeur.

Les Ascidies sont divisées en quatre ordres fondés sur la structure branchiale.

Ordre des Aplousobranches

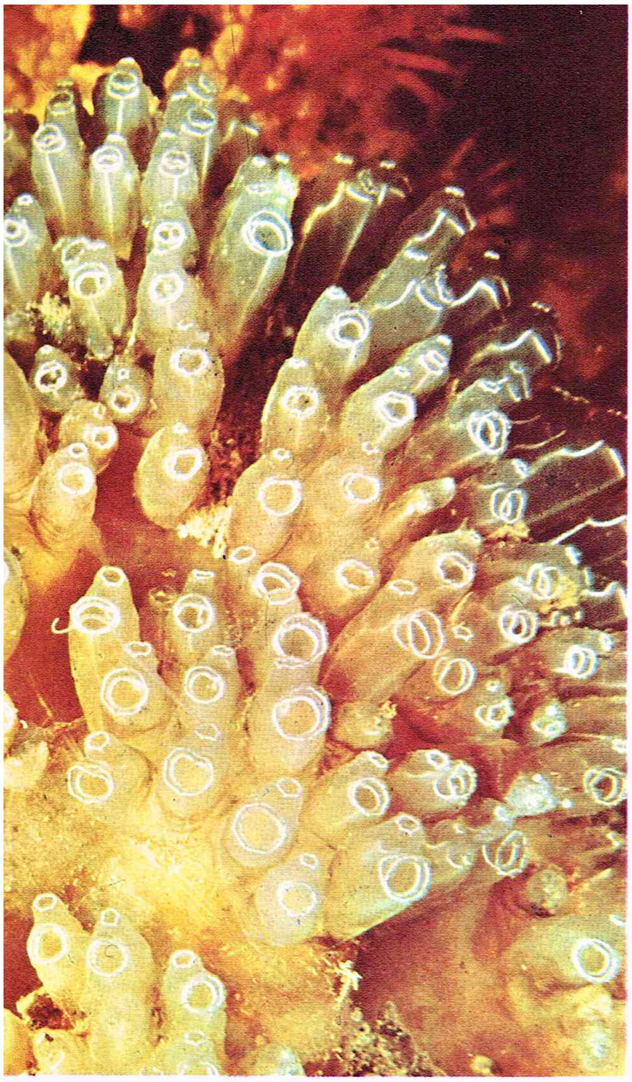
Chez les Aplousobranches *(Aplousobranchiata),* le sac branchial est simple et perforé d'un certain nombre de rangées transversales de stigmates longitudinaux. Toutes ces Ascidies sont coloniales et capables de bourgeonner.

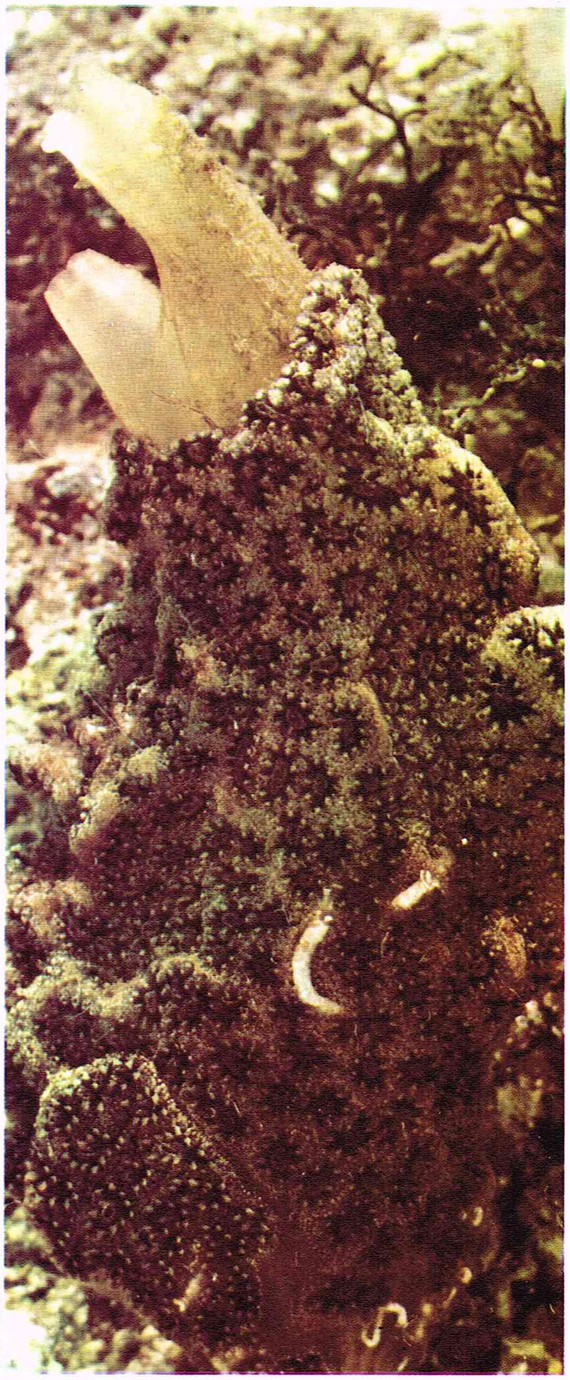
Les **Polycitoridae** ne sont guère représentées sur nos côtes que par les *Clavelina.* Ces espèces bourgeonnent à partir du sang. Certains crampons, qui attachent l'Ascidie au substrat et qui contiennent deux vaisseaux sanguins, s'épaississent, se gorgent de cellules et un nouvel ascidiozoïde se constitue.

Si on les perturbe, les clavelines peuvent se contracter dans leur tunique, se désorganiser complètement, puis un mois plus tard se retransformer en Ascidies. D'autres Polycitoridae communes dans diverses mers possèdent un stolon, qui se découpe en tronçons pour former d'autres ascidiozoïdes.

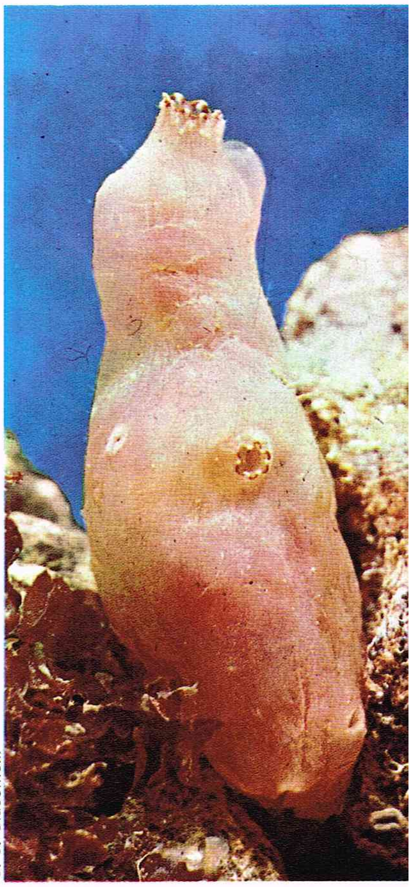
Les **Polyclinidae** telles que les *Aplidium* se présentent sous la forme de petites mûres, suspendues sous les roches dans la zone des marées. Ici, le corps est divisé en trois parties : le thorax contenant la branchie, l'abdomen avec le tube digestif et un post-abdomen très long où se trouvent les gonades. Les zoïdes sont très minces et mesurent généralement plusieurs mm de longueur sur 1 mm de diamètre. Le bourgeonnement intéresse l'abdomen et le post-abdomen; ces deux organes perdent leurs traits distinctifs et se fragmentent en tronçons (processus de strobilisation), chacun se transformant en zoïde.

Les **Didemnidae** sont très abondantes. Généralement, elles se présentent sous la forme de croûtes blanches ou marbrées de 1 mm d'épaisseur, que l'on trouve sur les roches et sur certaines Algues. La tunique commune est truffée de spicules calcaires, et ce n'est qu'en examinant la surface avec attention que l'on peut discerner les siphons. Les zoïdes sont très petits : 1 mm environ. Ils sont formés d'un thorax et d'un abdomen contenant le tube digestif et les gonades, séparés par un étranglement. C'est au niveau de l'étranglement que s'effectue le bourgeonnement; on voit alors pousser un jeune thorax et un jeune abdomen, puis le vieux thorax va se raccorder au jeune abdomen et *vice versa.*





G.S. Giacomelli



G. S. Giacomelli

▲ *Les Ascidiidae sont représentés par des individus de grande taille : ici,* **Ascidia mentula.**

◀ *Un spécimen de* **Ciona intestinalis** *recouvert d'une colonie de* **Botryllus.**

Ordre des Phlébobranches

Chez les Phlébobranches *(Phlebobranchiata)*, des papilles, qui se réunissent les unes aux autres par des vaisseaux sanguins, viennent se superposer à la lame fondamentale de la branchie perforée de stigmates. L'ensemble forme une grille à mailles carrées.

Les **Cionidae** comprennent des espèces qui ressemblent à des Polyclinidae géantes et qui bourgeonnent de la même manière, comme *Diazona violacea,* et des espèces solitaires, comme *Ciona intestinalis,* qui vivent en abondance dans les ports et sur les coques des bateaux.

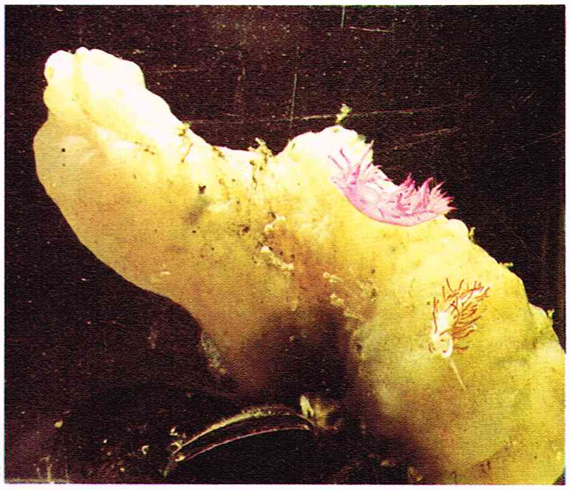
Les **Octacnemidae,** proches des Cionidae, sont des Ascidies abyssales dont le siphon buccal connaît un développement considérable (les 4/5 du corps) et se transforme en nasse dans laquelle les petits Crustacés viennent se faire prendre.

La famille la plus importante est celle des **Ascidiidae,** représentée sur nos côtes par des individus de grande taille, tels que *Phallusia mamillata* ou les différents *Ascidia*. Ils vivent dans la zone des marées, dressés comme *Phallusia,* ou plus généralement couchés sur la face gauche. Leurs couleurs sont parfois très vives.

Ordre des Stolidobranches

Chez les Stolidobranches *(Stolidobranchiata)*, la branchie atteint son maximum de complexité. Le réseau de sinus que l'on trouvait chez les Phlébobranches s'organise ici en plis longitudinaux qui parcourent toute la branchie. La lame fondamentale et les stigmates pénètrent dans ces plis; l'augmentation de la surface branchiale est considérable; la branchie occupe tout le corps, le tube digestif est rejeté à gauche, et les gonades se répartissent sur les faces latérales de la cavité cloacale.

Seule la famille des **Styelidae** a des représentants coloniaux. Les *Botryllus,* qui ressemblent à des fleurs, sont vivement colorés. Les zoïdes bourgeonnent à partir des parois latérales du corps, et les deux nouveaux zoïdes vont venir se ranger à côté du zoïde mère. L'ensemble des zoïdes forme des rosettes bien visibles. D'autres individus tels que les *Distomus,* petites masses de 1 cm que l'on peut voir sous les pierres par grande



G. Relini

◀ **Phallusia mamillata,** *vivant comme beaucoup d'Ascidiidae à la limite des basses mers.*



A. Margiocco

▲ ***Une Ascidie,* Halocynthia papillosa, *enserrée solidement ici par une étoile de mer,* Echinaster sepositus.**

marée, se multiplient par des vaisseaux sanguins, à la manière des *Clavelina*. Les autres espèces sont solitaires, mais on peut les rencontrer parfois en masses compactes, comme c'est le cas pour les *Dendrodoa*. Les Styelidae n'ont jamais plus de quatre plis branchiaux par demi-branchie.

Les **Pyuridae** ont au moins six plis branchiaux et peuvent atteindre une grande taille en Méditerranée, où les *Microcosmus* se mangent sous les noms de violets, bijus ou figues de mer. D'autres espèces, telles que *Halocyntia papillosa*, d'un beau rouge, peuplent souvent les aquariums. Pratiquement toutes les Pyuridae sont comestibles, mais elles ne sont consommées qu'en quelques points du globe.

Les **Molgulidae** ont au moins six plis branchiaux; sous les plis, les stigmates se disposent en spirales et possèdent un rein. Beaucoup d'espèces vivent libres, enfouies dans le sédiment et couvertes de sable. On les trouve parfois à mer très basse, comme *Molgula occulta*, « l'œuf de sable ».

Ordre des Aspiraculates

Les Aspiraculates *(Aspiraculata)* sont de petites espèces abyssales et profondément modifiées dont la branchie a disparu et le siphon buccal s'est transformé en une trompe. Ces espèces ne sont plus des filtreurs, mais des macrophages qui happent au passage des Crustacés, des Mollusques, des Polychètes et des Foraminifères. Lors de leur récolte par draguage, elles sont toujours ramenées mortes, leur biologie est donc très mal connue.

THALIACÉS

On réunit sous le nom de Thaliacés *(Thaliacea)* trois groupes de Tuniciers dont les structures et les modes de reproduction sont très différents les uns des autres. Ces formes n'ont guère en commun que l'existence d'une alternance de générations; l'oozoïde provenant de l'œuf est asexué et bourgeonne des blastozoïdes sexués, à l'aide d'un stolon prolifère.

Sous-classe des Pyrosomes

Les colonies de Pyrosomes, appelés couramment « corps de feu », se présentent sous forme de manchons cylindriques fermés à une extrémité. Si on les excite, ils produisent des éclairs lumineux. Les blastozoïdes ont encore une structure d'Ascidie. Le siphon buccal s'ouvre à l'extérieur et le siphon cloacal à l'intérieur du manchon. L'eau filtrée s'échappant par l'orifice commun propulse la colonie.

Le pharynx des Pyrosomes ressemble beaucoup à celui d'une Ascidie Phlébobranche, mais il n'y a pas de tentacules. Les stigmates sont transverses et s'étendent du raphé à l'endostyle. Le raphé est constitué de languettes qui ne correspondent pas aux rangs de stigmates. Le tube digestif est ramassé à l'extrémité postérieure de la branchie, et l'anus s'ouvre vers l'arrière dans la cavité cloacale.

Les gonades mâles et femelles sont incluses dans le manteau et s'ouvrent indépendamment à l'extérieur. L'ovaire ne contient qu'un seul œuf qui sera incubé sur place.

Le cœur est médioventral, situé entre l'endostyle et le tube digestif. Le système nerveux est de type Ascidie, mais un ocelle est inclus dans le ganglion nerveux. Les éclairs lumineux lancés par les Pyrosomes sont produits par deux organes situés de part et d'autre du pharynx. Ils sont formés de cellules mésenchymateuses contenant des Bactéries lumineuses.

Volumineux, l'œuf est entouré de cellules folliculaires contenant les spores des Bactéries lumineuses. La segmentation de l'œuf est incomplète, et l'embryon se forme à la surface de l'œuf. Ce *cyathozoïde* possède une structure très simplifiée; il ne se compose guère que des ébauches pharyngienne, nerveuse, endostylaire, et cardiaque, et de deux tubes péribranchiaux débouchant à l'extérieur. Pharynx, endostyle et tubes péribranchiaux s'allongent vers l'arrière, se forment en spirale, puis en arc sur l'œuf. Ce stolon va se découper en quatre fragments tandis que le cyathozoïde dégénère. Les quatre fragments se différencient en quatre *blastozoïdes*. C'est à ce stade que l'œuf est libéré. Les cellules folliculaires, qui portent les spores des Bactéries, s'incorporent à la larve, et les spores, transportées par le sang, vont se fixer dans les organes lumineux. Les blastozoïdes bourgeonnent à leur tour grâce à un stolon proligère sous-endostylaire, puis la colonie va se former.

Sous-classe des Dolioles

Les Dolioles sont des petits tonnelets de 1,5 à 50 mm de long, que l'on trouve dans les mers chaudes ou tempérées. L'aspect de tonneau est encore souligné par la présence de neuf anneaux musculaires qui cerclent le corps. Un appendice prolonge la face postéro-dorsale.

Le corps est divisé en deux parties, séparées par une branchie plate presque transversale, perforée de fentes branchiales. Le tube digestif, le cœur et les gonades sont situés sur la face ventrale en arrière de la cloison branchiale. La cavité branchiale est dépourvue de tentacules et de raphé; ne demeurent qu'un endostyle ventral antérieur et un tubercule vibratile dorsal. Du ganglion nerveux dorsal partent des nerfs qui innervent les muscles, les organes sensoriels situés sur les siphons et un otolithe localisé sur la face gauche.

Le cycle des Dolioles, très compliqué, comporte l'alternance de trois générations de zoïdes.

Les gonades hermaphrodites se développent chez des zoïdes particuliers, les *gonozoïdes*. Chaque glande s'ouvre indépendamment dans la cavité cloacale et les produits

génitaux sont émis dans l'eau de mer. L'œuf fécondé subit des divisions totales et se développe selon le schéma de l'œuf d'Ascidie, mais avec des variantes ; en particulier, l'ébauche nerveuse ne se prolonge pas dans la queue. La jeune larve-têtard, dans son enveloppe, nage dans du liquide périvitellin. La métamorphose a lieu dans l'enveloppe, et seule la partie tout à fait antérieure de la larve se transforme en une jeune Doliole, l'oozoïde.

L'*oozoïde* possède un stolon proligère sur la face ventrale, derrière l'endostyle. Des bourgeons s'isolent à l'extrémité du stolon. Chaque bourgeon est pris en charge par un groupe de cellules amiboïdes, ou *phorocytes,* qui vont le transporter vers l'appendice dorsal en passant par le flanc droit de l'oozoïde, le long d'une véritable piste. Les bourgeons se fixent à la base de l'appendice dorsal et se divisent en quinze ou vingt fragments. Au fur et à mesure que de nouveaux bourgeons affluent, l'appendice dorsal s'allonge, entraînant ceux qui s'étaient fixés les premiers. Sur l'appendice, les bourgeons se disposent en trois files, les deux latérales formeront des gastérozoïdes, la file centrale des phorozoïdes.

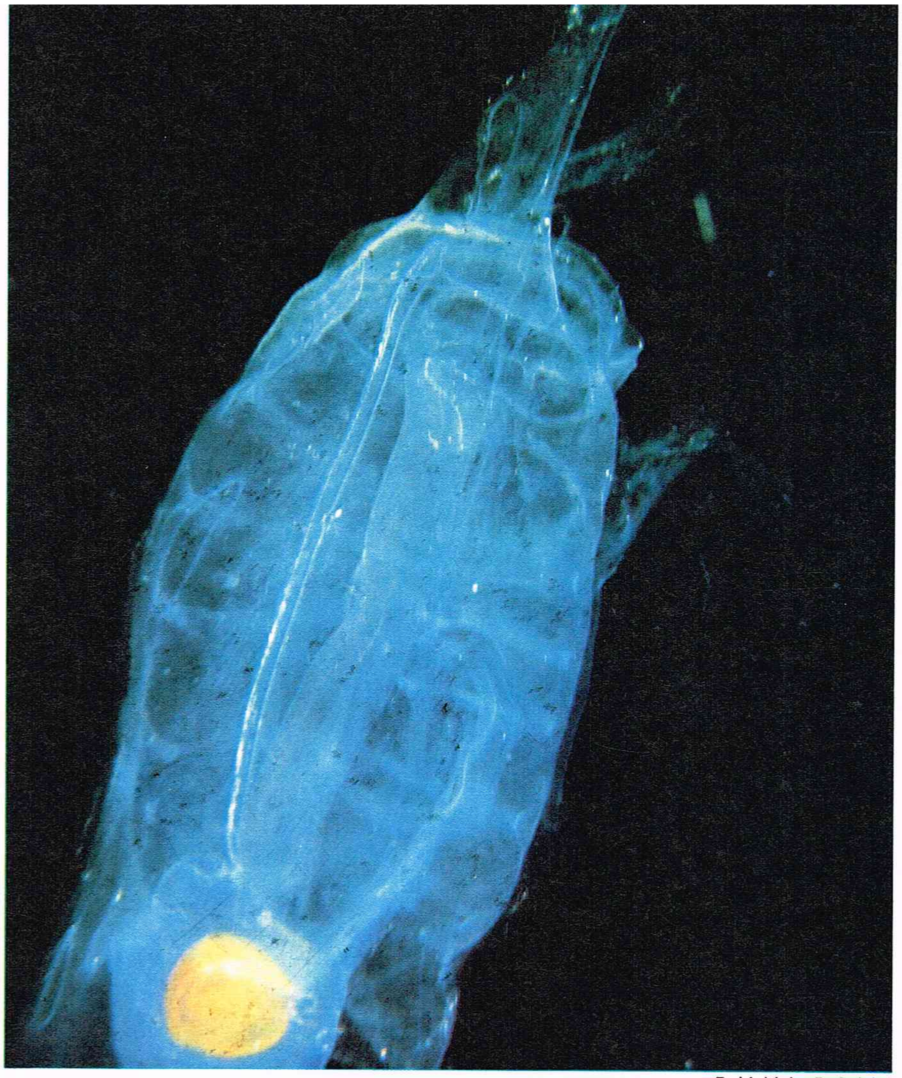
Les *gastérozoïdes* restent liés à l'oozoïde. Leur structure est modifiée dans le sens d'une hypertrophie de la branchie et du tube digestif ; ils nourrissent la colonie.

Le *phorozoïde* a une structure très proche de celle de l'oozoïde ; il reste lié à l'oozoïde par un pédoncule. C'est sur ce pédoncule que vont se fixer d'autres bourgeons qui donneront des gonozoïdes. Ceux-ci ressemblent à l'oozoïde, mais n'ont que huit bandes musculaires et sont dépourvus d'otolithe. Par contre, la branchie se développe et prend la forme d'une selle. Les gonozoïdes se détachent et mènent une vie indépendante.

Sous-classe des Desmomyaires

Les Desmomyaires, ou Salpes, sont des Tuniciers planctoniques à corps fusiforme marqué de bandes musculaires ; ils sont caractérisés par une alternance de générations et un développement embryonnaire tout à fait originaux.

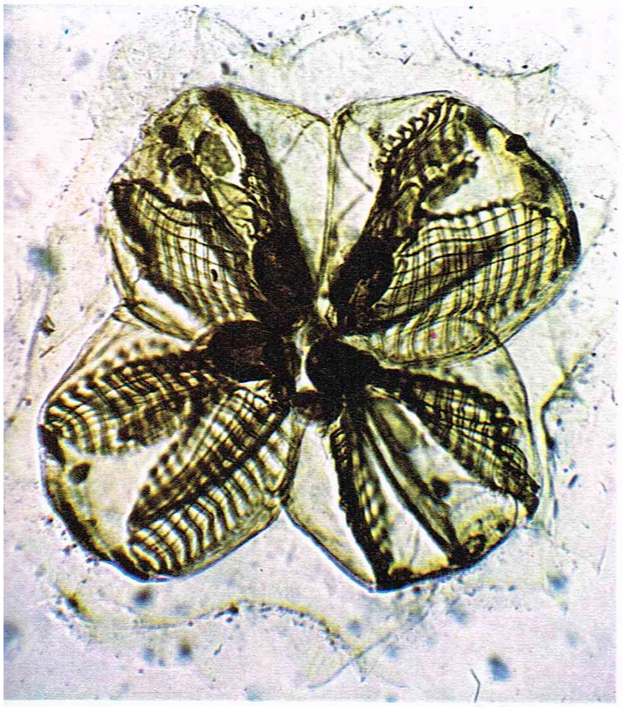
Les individus solitaires, ou *oozoïdes,* longs de 1 à 20 cm selon les espèces, sont de forme allongée et possèdent de quatre à huit bandes musculaires interrompues sur la face ventrale. Les bandes ne sont pas uniformément réparties comme chez les Dolioles. A l'avant de l'Animal, la bouche donne accès à un large pharynx qui occupe la moitié antérieure du corps, la partie postérieure étant occupée par la cavité cloacale. La branchie est constituée par une barre creuse qui s'étend dans le plan sagittal, depuis la partie antérieure et dorsale jusqu'aux trois



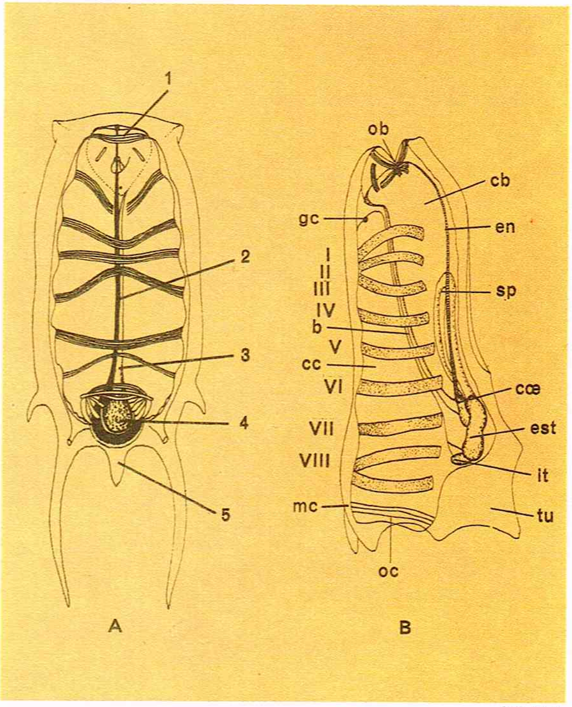
R. Maltini - P. Solaini

▲ *Un Tunicier appartenant à la sous-classe des Salpes ; ce sont des Animaux planctoniques.*

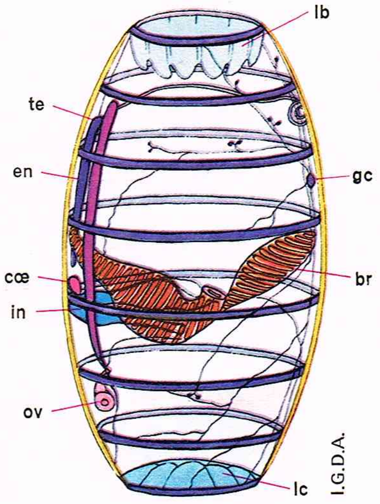
▼ *A gauche,* Pyrosoma *au stade tétrazoïde ; au milieu (A), structure d'une Salpe solitaire en vue dorsale : 1, bouche ; 2, branchie ; 3, endostyle ; 4, nucleus ; 5, stolon ; (B)* Salpa fusiformis *au stade oozoïde : ob, orifice buccal ; cb, chambre branchiale ; en, endostyle ; sp, stolon prolifère ; cœ, cœur ; est, estomac ; it, intestin terminal ; tu, tunique ; oc, ouverture cloacale ; mc, muscle cloacal ; cc, cavité cloacale ; b, branchie ; gc, ganglion cérébral ; I à VIII, bandes musculaires ; à droite, gonozoïde de* Doliolum resistibile *vu par le côté gauche : lb, lobes buccaux ; gc, ganglion cérébral ; br, branchie ; lc, lobes cloacaux ; ov, ovaire ; in, intestin ; cœ, cœur ; en, endostyle ; te, testicule.*



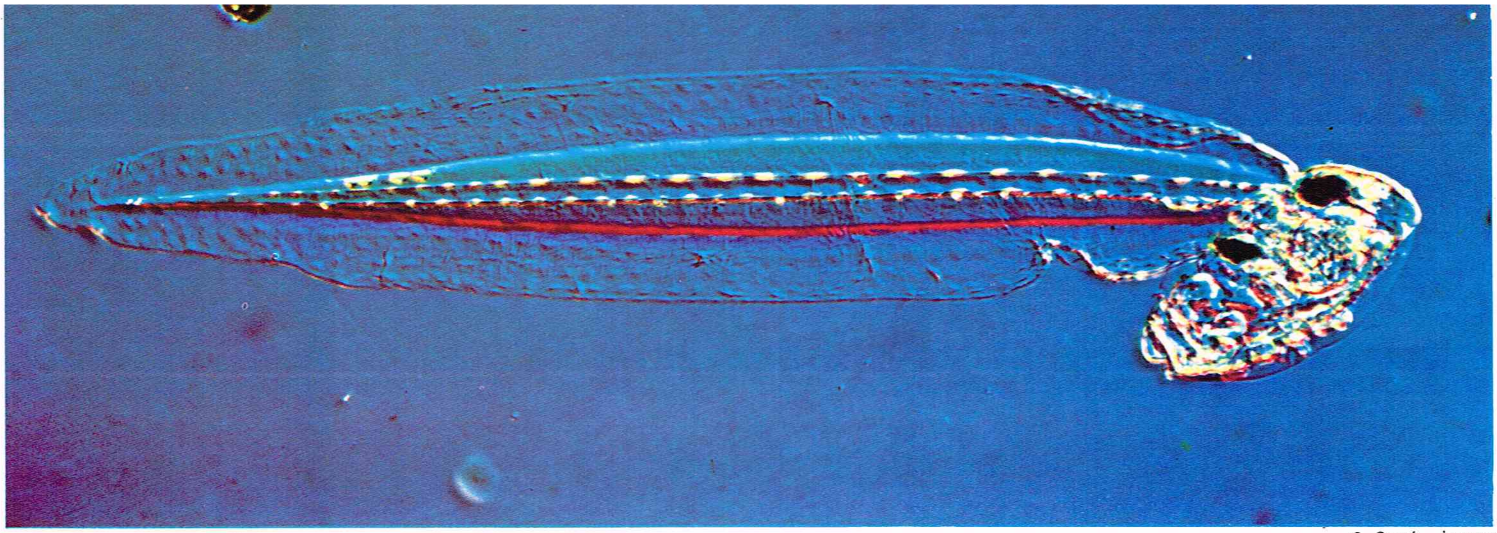
C. Carré - Jacana



I.G.D.A.



I.G.D.A.



C. Carré - Jacana

▲ *Les Appendiculaires sont de petits organismes pélagiques munis d'une queue et nageant activement dans le plancton; ici,* Oikopleura dioica.

quarts postérieurs ventraux. De chaque côté de cette barre se trouve une très vaste perforation.

Vers l'avant, la cavité buccale est limitée par un velum. On y trouve un endostyle ventral, des arcs péricoronaux et un raphé rétro-pharyngien. L'anse digestive et le cœur sont logés dans une protubérance ventrale et postérieure, le *nucleus*. Ce dernier est généralement vivement coloré en brun ou en vert.

Le système nerveux est constitué d'un ganglion cérébroïde dorsal et de nombreux nerfs périphériques, qui rayonnent à partir du ganglion et vont innerver les muscles. Un œil est inclus dans le ganglion, flanqué, à droite et à gauche, d'une glande neurale. Les glandes neurales débouchent indépendamment l'une de l'autre dans le pharynx. L'organe vibratile, impair et médian, n'a pas de rapport avec elles. Chez certaines espèces, le nucleus est entouré de cellules lumineuses contenant probablement des Bactéries.

L'oozoïde émet un stolon à partir de l'espace qui sépare l'endostyle du nucleus. Ce stolon s'élargit progressivement de l'avant vers l'arrière, puis se strobilise par à-coups, si bien que des groupes de blastozoïdes, tous du même âge, se différencient. Chaque bourgeon donne un blastozoïde sexué. Les groupes de blastozoïdes du même âge se détachent de l'oozoïde et forment des chaînes de Salpes qui peuvent être rompues accidentellement sans dommage. La forme adulte ressemble à l'oozoïde. Mais il est en général plus petit. Sa musculature est réduite. L'œil est par contre plus développé et se subdivise en plusieurs organes inclus dans le ganglion nerveux.

Les *blastozoïdes,* ou forme agrégée, sont hermaphrodites et possèdent un testicule et un ovaire ne contenant souvent qu'un ovocyte. Après les premières divisions, les cellules maternelles forment un véritable moule qui cédera peu à peu la place à l'embryon.

APPENDICULAIRES

Les Appendiculaires *(Appendiculata)* sont des organismes pélagiques munis d'une queue, qui nagent dans le plancton. Ils ressemblent à de petits marteaux dont le manche serait la queue; cette queue s'insère à la jonction entre le thorax et l'abdomen.

Le pharynx est très modifié. Il s'ouvre en avant par la bouche. Sa forme est celle d'un tétraèdre dont l'une des faces serait ventrale. Celle-ci est bordée latéralement de deux gouttières qui aboutissent à des tubes branchiaux s'ouvrant à l'extérieur par deux spiracules. En avant, ventralement, se trouve un endostyle court. Le tube digestif décrit une boucle, et l'anus s'ouvre vers l'avant entre les deux spiracules. Il n'y a pas de cavité cloacale.

L'organe cardiopéricardique est simplifié ou même, dans certains cas, inexistant. Situé près du tube digestif, il propulse un « sang » dépourvu de cellules sanguines, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. Lorsqu'il n'y a pas de cœur, ce sont les battements de la queue qui propulsent le sang.

Les gonades sont situées en arrière du tube digestif. Elles se composent d'un ovaire médian et généralement de deux testicules. Il existe un spermiducte, mais pas d'oviducte. A leur maturité les œufs sont libérés par la rupture des parois du corps à la mort de l'Animal.

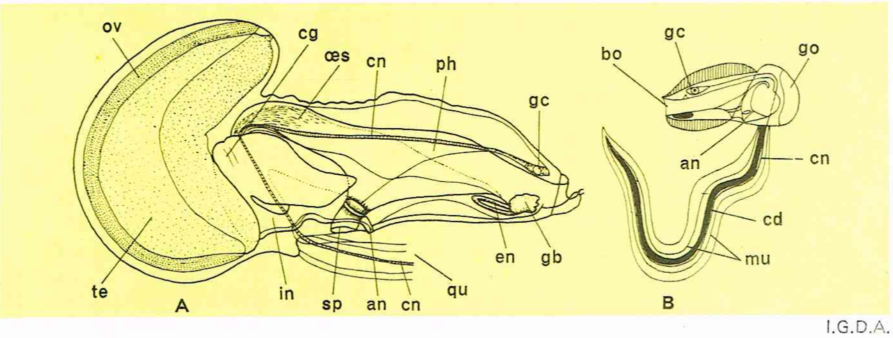
La queue est fondamentalement identique à celle du têtard d'Ascidie. Elle contient une corde volumineuse, rigide et élastique formée de cellules vacuolaires et située entre deux champs de cellules musculaires.

Le système nerveux est constitué d'un ganglion cérébroïde qui contient un statocyste et de nerfs qui innervent le tronc. Il se prolonge vers l'arrière par un cordon nerveux médiodorsal contenant des cellules ganglionnaires. Dans la queue, ces cellules se groupent en ganglions d'où divergent de petits nerfs moteurs et sensitifs qui innervent les muscles caudaux.

Les Appendiculaires, à l'exception d'une espèce, sont hermaphrodites protandriques. Les œufs sont très petits, et subissent une segmentation totale. Le développement est typique des Cordés, la queue se trouvant dans l'axe du corps. La différenciation du tube digestif ne s'effectue qu'après l'éclosion. La larve ne subit pas de métamorphose mais une sorte de « foulure » de la queue qui, en une fraction de seconde, passe de la position larvaire dans l'axe du corps à la position définitive.

Les Appendiculaires sont nus et ne sont pas enveloppés d'une tunique. L'épiderme contient des cellules de types variés, dont les *oïkoplastes,* qui sécrètent une logette gélatineuse non cellulosique dans laquelle vit l'Animal. La logette est une structure complexe constituée de chambres; les premières s'ouvrent à l'extérieur par une fenêtre grillagée qui retient les grosses particules et conduisent, après les avoir séparées, l'eau et les particules alimentaires vers l'Animal : ce sont les *chambres du piège*. La queue bat continuellement, créant un courant d'eau à travers le système qui assure à la fois la filtration des aliments et la propulsion de la logette. Enfin, si l'Animal est inquiété, il peut, en rompant une paroi très fine, passer dans la *chambre de fuite,* abandonnant ainsi la logette. Les Appendiculaires ne semblent pas demeurer plus de trois heures dans une logette; ils l'abandonnent donc naturellement, et dans l'espace de quelques secondes, une nouvelle logette se déploie autour d'eux.

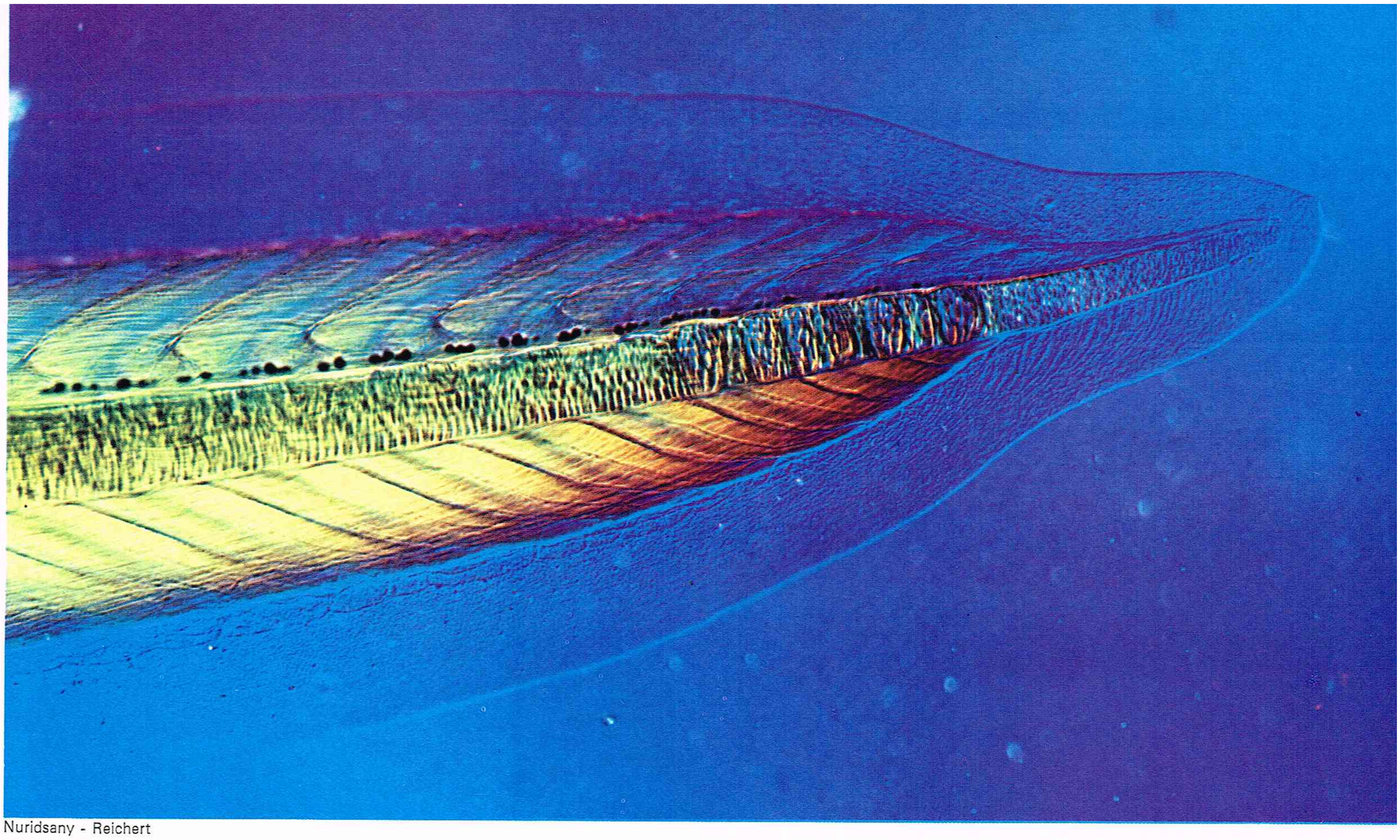
▼ *Schéma de l'organisation interne d'un Appendiculaire,* Oikopleura cophocerca, *vu par le côté droit : (A) : ov, ovaire; cg, æcum gastrique; œs, œsophage; cn, cordon neural; ph, pharynx; gc, ganglion cérébral; gb, glande buccale; en, endostyle; qu, queue; an, anus; sp, spiracle; in, intestin; te, testicule; (B) : bo, bouche; gc, ganglion cérébral et statocyste; go, gonade; cn, cordon neural; cd, corde dorsale; mu. muscles; an, anus.*



I.G.D.A.

BIBLIOGRAPHIE

BERRILL N.J., *The British Tunicata,* Ray Society, London, 1950. - BRIEN P., *Embranchement des Tuniciers,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* Masson, Paris. - MILLAR R.H., *British Ascidians,* Academic Press, London, 1970. - TOKIOKA T., *Ascidians of Sagami Bay Collected by His Majesty the Emperor of Japon,* Tokyo, 1963. - TRÉGOUBOFF G. et ROSE M., *Manuel de planctonologie méditerranéenne,* C.N.R.S., éd., Paris, 1957. - VAN NAME W.G., *North and South American Ascidians,* Bull. U.S. Nat. Mus., 1945.



Nuridsany - Reichert

▲ *Région postérieure d'un amphioxus* (Branchiostoma lanceolatum) *montrant la corde dorsale (axe central) avec, de part et d'autre, les masses musculaires (myotomes).*

LES CÉPHALOCORDÉS

Les Céphalocordés, ou Acraniens, sont des Animaux marins à forme de Poissons, de 6 à 7 cm de longueur, blanchâtres ou jaunâtres, qui vivent enfouis dans les sables grossiers infralittoraux. Ils ont beaucoup d'affinités avec les Vertébrés. La corde dorsale est permanente, et va de l'extrémité antérieure du corps, où elle dépasse l'ampoule cervicale, au bout de la queue. On les appelle aussi des Acraniens, car la partie antérieure du système nerveux n'est pas protégée, comme chez les Vertébrés, par une formation squelettique.

Comme les Vertébrés, les amphioxus *(Branchiostoma* et *Asymetron)* possèdent un tube nerveux, une corde dorsale, et un cœlome. Ils sont métamérisés. Ils en diffèrent par l'absence complète de formation squelettique autour de la corde, la non-différenciation du cerveau, et une asymétrie fondamentale. L'amphioxus peut être considéré comme le frère de l'ancêtre des Vertébrés, que son asymétrie aurait bloqué. Ce serait un fossile vivant.

Branchiostoma lanceolatum, l'amphioxus de nos côtes, atteint une longueur de 4 à 6 cm. Il a une forme de lancette aplatie latéralement. Vivant, il est pratiquement transparent. On ne distingue que les gonades blanches ou rosées et le contenu du tube digestif. Vers l'avant, il possède un rostre, sorte de boutoir qui lui permet de s'enfoncer dans le sédiment. Une nageoire dorsale fait toute la longueur du corps; elle s'accompagne d'une nageoire caudale plus développée et d'une nageoire ventrale postérieure. L'amphioxus est métamérisé, comme le montre sa musculature, très similaire à celle d'un Poisson. Les muscles, *myotomes,* qui correspondent à chaque métamère, sont en V et séparés par des *myomères.* Mais l'emplacement du myomère droit est situé en face du myotome gauche, si bien que toute la musculature est décalée à droite d'un demi-métamère.

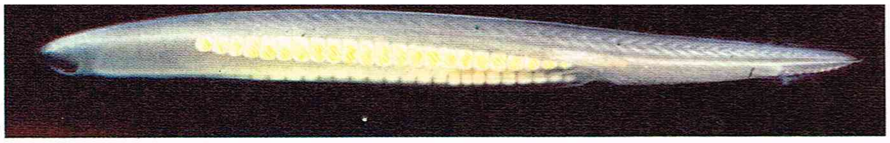
La corde dorsale est une baguette élastique, formée de cellules vacuolaires fortement turgescentes, entourées d'une gaine fibreuse. Elle assure la rigidité du corps; les muscles la courbent et aussitôt la tension relâchée, elle se détend.

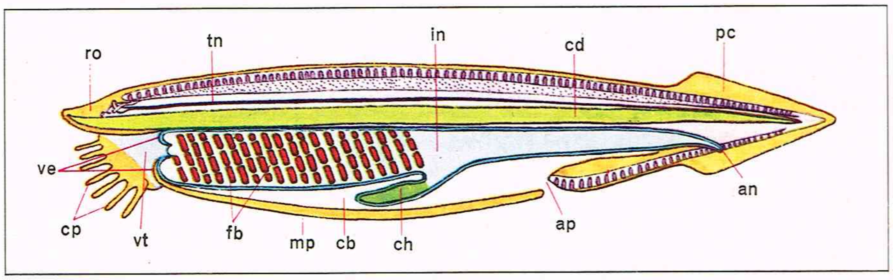
Sous le rostre s'ouvre le vestibule, précédé d'une couronne de tentacules, ou *cirres buccaux,* dont le rôle est d'écarter les grains de sable; il est limité vers l'arrière par un *velum* au centre duquel s'ouvre la bouche. La bouche donne accès dans une cavité élargie, la cavité branchiale, dont la longueur est d'un peu plus du tiers du corps. La branchie forme une corbeille allongée, inclinée un peu vers l'arrière et perforée de nombreuses fentes branchiales transverses (environ cent quatre-vingts paires). Comme pour les muscles, les fentes sont décalées l'une par rapport à l'autre sur les deux faces du corps. De chaque côté, il existe deux fentes par métamère. Chez le jeune, il n'en existe qu'une qui se dédoublera au cours de la croissance. Les séparations entre les fentes primitives sont les *septa;* les baguettes secondaires sont les *languettes.* Septa et languettes n'ont pas la même structure. Ils sont reliés par de petits ponts, les *sinapticules,* soutenus par des baguettes squelettiques et garnis de vaisseaux sanguins. L'axe ventral de la branchie est parcouru par un *endostyle glandulaire,* et l'axe dorsal par la *gouttière épipharyngienne.* L'eau qui traverse la branchie va dans la cavité péribranchiale et est expulsée par un orifice, l'*atriopore,* situé aux deux tiers du corps. La branchie a un rôle respiratoire et de capture des particules alimentaires.

Au pharynx succède un œsophage, puis l'intestin. A la jonction débouche un « *cæcum hépatique* » qui s'étend vers l'avant dans la cavité péripharyngienne droite. L'anus s'ouvre très postérieurement, à gauche de la nageoire caudale.

Le système circulatoire est clos; son plan général est proche de celui des Poissons. Il n'y a pas de cœur, et la propulsion est assurée par la contraction de quelques gros vaisseaux. Incolore, le sang est dépourvu de cellules sanguines. Quand il a traversé la branchie, il est collecté par deux *troncs aortiques* antérieurs et dorsaux situés de part et d'autre de la gouttière épipharyngienne. Ces deux vaisseaux se réunissent en un seul, impair et dorsal, l'*aorte médiane,* qui s'étend au-dessus de l'intestin, vers l'arrière. Ce système « artériel » se ramifie de chaque côté du corps par des *artères métamériques* qui irriguent la musculature et par un *réseau intestinal.* Le système veineux est ventral. Il est constitué de deux *veines cardinales* latérales et d'une *veine sous-intestinale* impaire. Les veines cardinales irriguent les gonades; elles se raccordent l'une à l'autre et à la veine intestinale

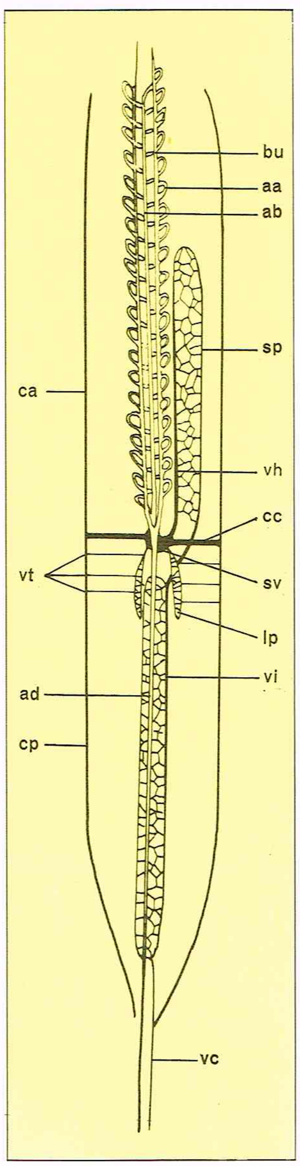
G. S. Giacomelli



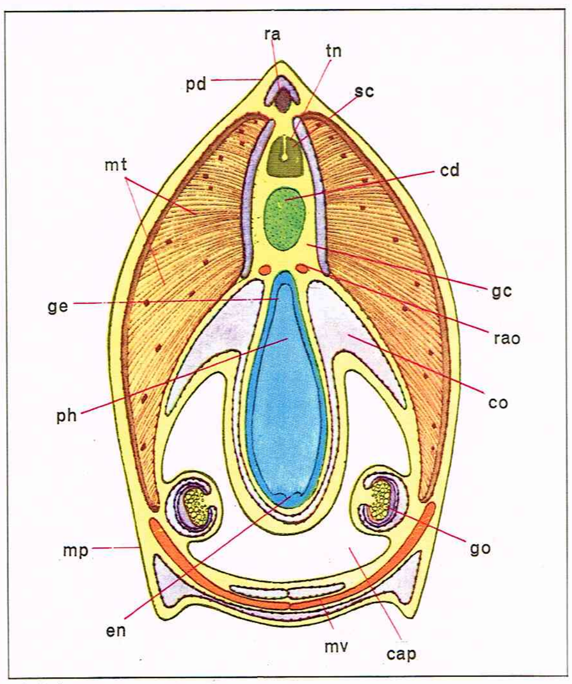


I.G.D.A.

▲ *En haut, l'amphioxus* (Branchiostoma lanceolatum) *in vivo ; en bas, représentation schématique de l'organisation interne du même amphioxus : ve, velum ; ro, rostre ; tn, tube nerveux ; in, intestin ; cd, corde dorsale ; pc, pointe caudale ; an, anus ; ap, atriopore ; ch, cæcum hépatique ; cb, cavité péribranchiale ; mp, métapleure ; fb, fentes branchiales ; vt, vestibule ; cp, cirres péribuccaux.*
▼ *A gauche, schéma de l'appareil circulatoire de* Branchiostoma *: bu, bulbilles ; aa, arcs aortiques ; ab, artère branchiale ; sp, système porte hépatique ; vh, veine hépatique ; cc, canaux de Cuvier ; sv, sinus veineux ; lp, lacune pariétale ; vi, veine sous-intestinale ; vc, veine caudale ; cp, veine cardinale postérieure ; ad, aorte descendante ; vt, veines transversales ; ca, veine cardinale antérieure. A droite, en haut, coupe schématique transversale d'un amphioxus, passant par la région pharyngienne (les fentes branchiales ne sont pas représentées) : ra, rayon de la nageoire ; tn, tube nerveux ; sc, sclérocœle ; cd, corde dorsale ; gc, gaine de la corde ; rao, racine de l'aorte ; co, cœlome ; go, gonade ; cap, cavité péribranchiale ; mv, muscle ventral ; en, endostyle ; mp, métapleure ; ph, pharynx ; ge, gouttière épipharyngienne ; mt, myotomes ; pd, pointe dorsale. En bas, quelques amphioxus* Branchiostoma lanceolatum.



I.G.D.A.



I.G.D.A.



A. Margiocco

par les *canaux de Cuvier*. Au milieu de la face ventrale se trouve un gros vaisseau, le *sinus veineux,* qui se prolonge vers l'avant par le *vaisseau endostylaire*. Le sang retourne alors dans la branchie.

Il circule de l'avant vers l'arrière dans le système artériel dorsal, et de l'arrière vers l'avant dans le système veineux ventral.

Le système excréteur est formé d'environ quatre-vingt-dix paires de *néphridies* situées au-dessus des fentes branchiales. Chacune est formée d'un sac qui s'ouvre dans la cavité branchiale. Chaque néphridie est entourée d'un élargissement, d'un vaisseau sanguin, et plonge dans le cœlome. Les cellules excrétrices ont une forme d'épingle et sont piquées par touffes dans la néphridie. La tête de l'épingle plonge dans le cœlome et la pointe dans la néphridie. Un long flagelle bat à l'intérieur de la tige. Ces cellules, ou *solénocytes,* ne peuvent être comparées aux structures connues chez les Vertébrés, mais sont proches de ce que l'on observe chez les Annélides.

Le système nerveux est constitué par un tube nerveux. Comme chez les Vertébrés, les neurones sont situés au contact de la cavité axiale, et les fibres sont périphériques. Vers l'avant, le tube se différencie en une vésicule antérieure neurosécrétrice. Le tube nerveux a une structure comparable à la moelle épinière des Vertébrés et émet des nerfs métamériques ; les dorsaux sont sensitifs et les ventraux sont moteurs. Il existe également un système nerveux sympathique, constitué d'un réseau de cellules ganglionnaires, ainsi qu'un plexus nerveux au niveau du cæcum hépatique.

Les organes des sens sont peu différenciés. Il existe une tache pigmentaire antérieure qui pourrait être un organe appréciant les variations d'intensité lumineuse. Une fossette ciliée aurait peut-être un rôle olfactif. Enfin, les parois de la moelle épinière contiennent les *cellules de Hesse et de Joseph* qui pourraient être des photorécepteurs.

Les sexes sont séparés. Il n'y a pas d'accouplement. Les produits génitaux sont émis dans l'eau de mer. La segmentation de l'œuf est totale, le développement, typique des Cordés, est très rapide : vingt-quatre heures pour arriver au stade où la métamérisation est commencée. Par contre, la vie larvaire planctonique est longue : elle dure de deux à trois mois. L'Animal tombe ensuite sur le fond, où il subit une légère métamorphose.

Les Céphalocordés ne comptent que deux genres : *Branchiostoma* et *Asymetron,* ce dernier n'ayant de gonades que d'un seul côté du corps. Les espèces ne se distinguent guère les unes des autres que par le nombre moyen de segments.

Les amphioxus vivent dans toutes les mers, à faible profondeur, enfouis dans le sable grossier. On en trouve un peu partout dans les sables, rarement en grande abondance. Par contre, en certains points très localisés, ils vivent en masses énormes dans des sables dont les grains ont environ 2 mm de diamètre, et sont très mobiles. On peut alors trouver jusqu'à cent individus par litre de sable. Comme la vie larvaire de l'amphioxus est très longue, des larves peuvent être entraînées très loin par les courants et s'installer à peu près n'importe où, là où les conditions écologiques le permettent. Les amphioxus peuvent aussi effectuer des migrations de faible amplitude. On a décrit des amphioxus pélagiques sous le nom d'*Amphioxides,* mais on n'en a jamais trouvé de sexuellement mûrs. Il est possible qu'il s'agisse là de larves entraînées au-dessus des grands fonds et qui n'auraient pas réussi à se métamorphoser.

Un des points où les amphioxus sont les plus abondants est la côte chinoise à la hauteur des îles Amoy. Là, on en pêche quelques milliers de tonnes par an. Ils se consomment frits, et entrent aussi dans la composition du nuoc-mam.

La répartition planétaire du groupe, des différences morphologiques minimes entre les espèces et une écologie très stricte, autant de facteurs qui militent en faveur de la thèse du fossile vivant, dont la survie n'a été possible que par l'adoption d'une écologie très spécialisée.

BIBLIOGRAPHIE

DRACH P., *Embranchement des Céphalocordés,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* Masson, Paris.



N. Myers

LES VERTÉBRÉS

▲ *Les Mammifères représentent la lignée la plus évoluée de l'hypothétique arbre généalogique des Vertébrés. Ici, un groupe de girafes* **Giraffa camelopardalis.**

Les Vertébrés, ou Crâniotes, sont les Cordés dont l'organisation est la plus complexe. Chez eux, le tube neural s'est dilaté antérieurement pour former l'encéphale, constitué de diverses parties, et abrité par un squelette périencéphalique; cette formation protectrice, ou crâne, est de substance osseuse ou cartilagineuse. La corde dorsale est présente et peut persister ou non durant toute la vie, mais elle est entourée par la colonne vertébrale, composée de vertèbres placées les unes à la suite des autres. La colonne vertébrale représente la partie axiale du squelette des Vertébrés.

Le tube digestif est divisé en une partie servant à la digestion et en une partie servant aux fonctions respiratoires. Le sang circule sous la poussée du cœur dans un réseau très développé d'artères, de veines et de capillaires; il contient des globules rouges, dont l'hémoglobine, pigment respiratoire, est un constituant essentiel.

Les Vertébrés sont des organismes à symétrie bilatérale : leur corps, autrement dit, peut être théoriquement divisé en deux parties homologues, selon un plan sagittal contenant l'axe vertébral.

Morphologiquement, on peut ramener, dans la plupart des cas, les organismes de cet embranchement à un type caractéristique : leur corps comprend au moins trois régions : la tête, le tronc et la queue.

La tête, qui renferme l'encéphale, est pourvue de la bouche et d'organes des sens. Le tronc lui fait suite et lui est normalement relié par le cou; il est en outre divisé à son tour en un thorax et en un abdomen. Le thorax contient le cœur et les organes respiratoires; l'abdomen est le siège des organes qui servent à la digestion, à l'excrétion et à la reproduction. Enfin, le corps se termine typiquement par la queue, qui contient la dernière partie de la colonne vertébrale et qui est musclée. La queue est particulièrement développée chez les Animaux aquatiques.

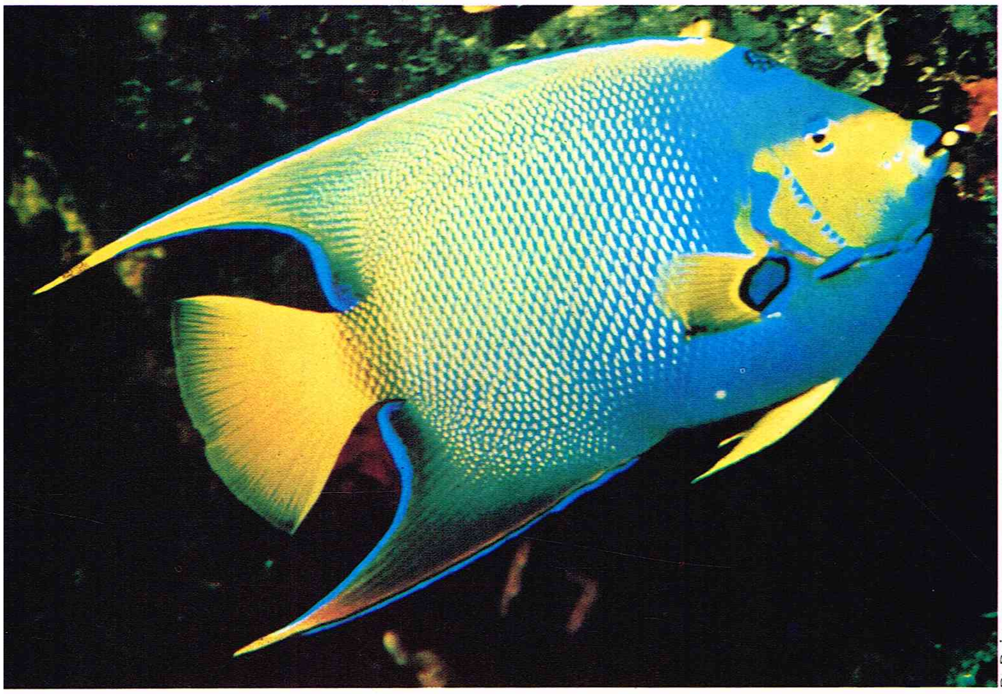
Le corps des Vertébrés est en outre pourvu d'appendices spéciaux, qui interviennent dans la locomotion : les nageoires ou les membres marcheurs selon les cas. Dans l'organisation la plus primitive des individus aquatiques, il existe un unique repli cutané, qui s'étend sur toute la ligne dorsale et médiane du corps, contourne la queue, et se poursuit jusqu'à l'orifice anal, qui est ventral. C'est à partir de ce schéma primitif que l'évolution s'est effectuée : les nageoires dorsales, anales et caudales sont apparues en plusieurs points du repli cutané, toujours selon la ligne médiane du corps. En outre, il existe des nageoires paires, situées latéralement : les nageoires pectorales et pelviennes.

Chez les organismes terrestres, il existe normalement des membres, ou pattes, qui servent à la locomotion : le tronc porte deux membres thoraciques et deux membres pelviens, les premiers se trouvant vers l'avant, et les seconds vers l'arrière. Chez certains groupes de Vertébrés, les membres ont régressé, jusqu'à disparaître complètement.

Alors que chez l'homme, le plus évolué des Vertébrés, la position du corps est dressée pour la marche ou la station debout, les membres thoraciques ne portant pas à terre, chez la plupart des autres Vertébrés, le tronc est horizontal, et les quatre membres, verticaux, s'appuient sur le sol ou sur un autre substrat solide. On parle ainsi d'une partie antérieure qui se termine par la tête (partie céphalique) et d'une partie postérieure, avec la queue (partie caudale). Les Oiseaux se tiennent aussi dressés comme l'homme, mais leurs membres antérieurs se sont considérablement modifiés et leur permettent de voler.

Les formes aquatiques de Vertébrés respirent en principe au moyen de branchies, alors que les formes terrestres respirent à l'aide de poumons; chez certains groupes de Vertébrés (Amphibiens), les formes aquatiques qui se développent à partir des œufs (larves) sont pourvues de branchies, mais, à la suite de la métamorphose qu'elles subissent, ces dernières s'atrophient et sont remplacées chez les individus adultes par des poumons.

Dans les groupes les plus évolués de Vertébrés, on assiste à la mise au point d'une *homéothermie*. On sait que les Invertébrés et les Vertébrés inférieurs sont théoriquement poïkilothermes, leur température interne variant en fonction de celle de l'atmosphère ou du milieu. Par contre, les Oiseaux et les Mammifères sont homéothermes; leur température interne est à peu près constante, supérieure à celle du milieu extérieur et indépendante de lui.



R. Dei

▲ *Un exemple de squelette externe, ou dermosquelette, nous est fourni par les écailles de Poissons; celles-ci peuvent avoir des constitutions et des formes différentes et réalisent une excellente protection mécanique du corps.*

▼ *La peau des Vertébrés peut donner diverses productions cornées; chez les Oiseaux, ce sont les plumes, très importantes pour la protection du corps et le vol.*



N. Myers

La bouche des Vertébrés est pourvue de nouvelles structures squelettiques : la mâchoire (dorsale) et la mandibule (ventrale). Les Agnathes font exception; ils ne possèdent pas ces structures buccales renforcées.

Les fentes branchiales existent encore chez de nombreux Vertébrés, mais, chez les plus évolués, elles ne sont figurées qu'à l'état de vestiges chez les embryons et disparaissent ensuite (par exemple chez les Mammifères).

A la partie postérieure et ventrale du tronc débouchent l'anus et les conduits des voies urinaires et génitales; il peut y avoir dans certains cas un cloaque, dans lequel aboutissent l'intestin ainsi que les voies urinaires et génitales.

Organisation générale

Le tégument des Vertébrés assure plusieurs rôles, dont les principaux sont : la protection de l'organisme contre les conditions défavorables de milieu (froid, chocs, etc.), la respiration (chez les Amphibiens), l'excrétion sudoripare et la sensibilité. Le tégument est formé par la peau et par le tissu conjonctif sous-cutané. La peau comprend elle-même l'épiderme, partie la plus externe constituée de plusieurs couches de cellules, et le derme, de nature conjonctive, qui contient également des fibres musculaires.

Chez les Vertébrés terrestres, les couches les plus superficielles de l'épiderme subissent un processus de kératinisation, par accumulation d'une scléroprotéine, la *kératine;* il y a production continue de nouvelles cellules à partir des couches les plus internes; les cellules meurent en s'élevant en surface et forment la couche cornée. Cette dernière est souvent renouvelée par desquamation, ou encore, périodiquement, par la mue, l'Animal rejetant alors des portions étendues de peau, ou bien tout le revêtement superficiel de cellules mortes.

La présence, chez certains Vertébrés, de cellules particulières dites chromatophores, incluses dans le derme, donne à leur peau une couleur vive; selon le type de pigment contenu, on distingue des *mélanophores* à pigment noir, des *xanthophores,* à pigments jaunes ou rouges, et des *iridocytes* contenant de la guanine, substance iridescente. Dans certains cas (Poissons), les couleurs métalliques sont simplement dues à un phénomène physique d'interférence. La pigmentation du corps peut être utile pour sa protection contre les rayons solaires. Souvent, en outre, les couleurs diffèrent notablement d'un sexe à l'autre pour une même espèce.

La peau des Vertébrés peut donner diverses productions cornées ou *phanères*. Chez les Oiseaux, ce sont les pennes ou plumes, très importantes pour la protection du corps et pour le vol; les plumes sont remplacées périodiquement en certaines saisons. Chez les Mammifères, on observe la présence de poils, très utiles pour la conservation de la chaleur interne. Par contre, les Reptiles sont protégés par des écailles cornées, dérivées de l'épaississement de la couche épidermique kératinisée. Les ongles et griffes sont aussi des formations cornées; leurs formes et leurs fonctions varient selon les Vertébrés : les ongles et griffes des Oiseaux et des Reptiles, ainsi que de certains Mammifères, sont particulièrement développés.

A la place des dents, les Oiseaux et les Tortues sont pourvus d'un bec, qui leur sert à prendre leur nourriture et éventuellement à la dépecer. Enfin, nous citerons les cornes, qui sont le plus souvent au nombre de deux, chez les Ruminants.

L'épiderme des Vertébrés aquatiques possède en outre des cellules glandulaires à mucus et des glandes à sécrétions particulières; certaines espèces comme les rascasses et les vives sont pourvues de glandes à venin. L'épiderme des Mammifères contient souvent de nombreuses glandes sudoripares et sébacées; les premières servent à éliminer les déchets de l'organisme, et interviennent dans la régulation thermique. Les individus femelles possèdent des glandes mammaires très développées, qui sécrètent le lait nécessaire à la progéniture.

Les *structures squelettiques* qui supportent le corps de ces organismes et leur permettent de se mouvoir sous l'action des muscles, sont le dermosquelette, quand

elles sont cutanées, et l'endosquelette, ou squelette interne, lorsqu'elles sont profondes. Le squelette est constitué de tissu osseux ou cartilagineux, et l'on observe fréquemment l'existence simultanée de ces deux types tissulaires.

L'exemple le mieux connu de squelette externe (dermosquelette) est celui des écailles des Poissons, qui peuvent avoir des constitutions et des formes différentes; les plus communes sont les écailles placoïdes, cténoïdes et cycloïdes.

Les *écailles placoïdes* sont caractéristiques des Chondrichthyens, elles sont très dures et, convenablement préparées, elles peuvent servir à polir des objets durs (peau de requin). Leur morphologie est particulière : chaque écaille est constituée par une plaque basale, d'où fait saillie vers l'extérieur une formation pointue, la dent cutanée, recouverte d'une substance très dure, la vitrodentine.

La majeure partie des autres Poissons (Téléostéens) possède par contre des écailles fines, lamellaires, disposées les unes à côté des autres, légèrement superposées ou imbriquées; quand leur bord postérieur est dentelé, ce qui les fait de loin ressembler à des peignes, on les appelle *écailles cténoïdes*; lorsque leur bord n'est pas dentelé, on les dit de type *cycloïde*.

Les écailles réalisent une excellente protection mécanique du corps, sans faire d'ailleurs obstacle aux déplacements du Poisson. Si l'on observe l'une de ces formations à un grossissement suffisant, on voit nettement que la surface présente des lignes concentriques, dont le nombre reflète l'âge du Poisson. La croissance de l'écaille diffère en effet selon les saisons; des zones larges dont la croissance est estivale alternent avec des zones plus étroites, de la période hivernale; cette alternance est à l'origine des stries des écailles. Chez les Chéloniens et les Crocodiliens, on observe aussi de grosses plaques osseuses, partie intégrante du dermosquelette de ces Reptiles.

Le squelette interne est ordinairement divisé en trois parties : celui de la tête, celui du tronc, et celui des membres.

Le squelette céphalique peut être constitué de tissu osseux ou cartilagineux. L'existence d'un crâne est caractéristique de l'embranchement des Vertébrés. On distingue un neurocrâne, situé dorsalement autour de l'encéphale, et un splanchnocrâne, qui enveloppe la partie antérieure du tube digestif (bouche et pharynx).

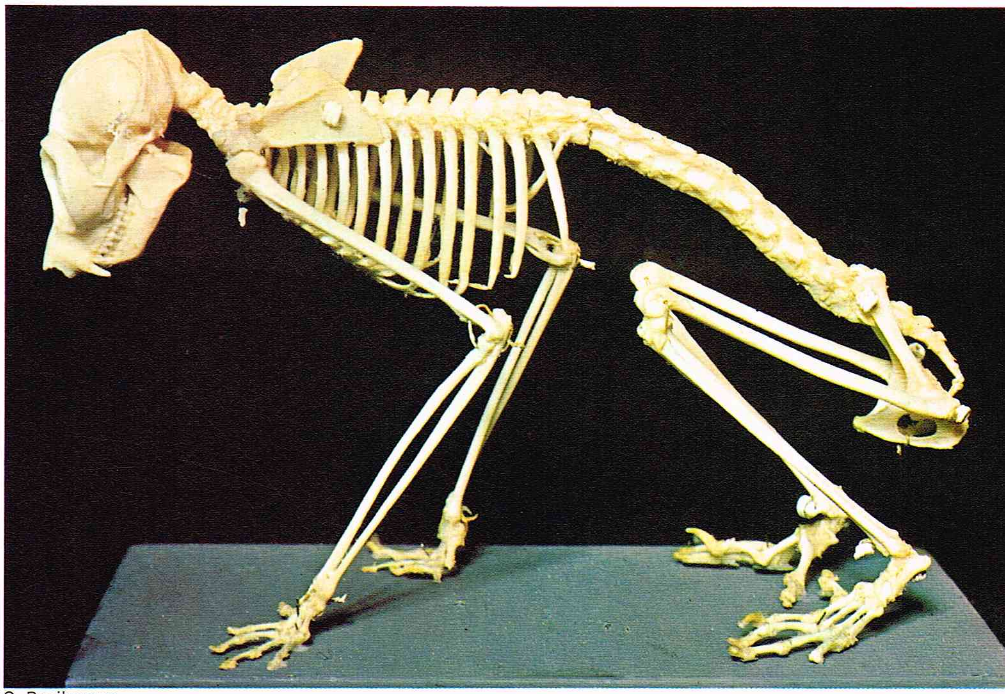
Le squelette du tronc, ou squelette axial, est constitué initialement par la corde dorsale, qui, avant de régresser, est englobée dans la colonne vertébrale. Celle-ci est formée de nombreux éléments squelettiques, articulés les uns avec les autres, les vertèbres. Chacune d'entre elles est composée d'un corps (parfois manquant) et d'arcs vertébraux.

Chez les différentes classes de Vertébrés, il existe des vertèbres de caractères particuliers. Les vertèbres des Poissons ont un corps à concavités antérieure et postérieure; elles sont dites *vertèbres amphicœles*. Les Reptiles et une partie des Amphibiens Anoures ont un corps vertébral concave antérieurement et convexe postérieurement; ce sont des *vertèbres procœles*. Une partie des Amphibiens Urodèles ont des *vertèbres opisthocœles*, c'est-à-dire à convexité antérieure et à concavité postérieure. Chez les Oiseaux, les vertèbres en forme de selle sont appelées *vertèbres hétérocœles*. Enfin, chez les Mammifères, les vertèbres dont les corps vertébraux ont des faces planes sont dites *vertèbres amphiplanes*.

Les vertèbres sont pourvues dorsalement d'arcs neuraux, qui encadrent le canal neural, et ventralement d'arcs hémaux, situés autour des vaisseaux sanguins axiaux.

Alors que, chez les Poissons, la colonne vertébrale comporte deux régions, celle du tronc et celle de la queue, on distingue chez les Vertébrés terrestres la région cervicale (cou), la région thoracique (avec les côtes), la région lombaire, la région sacrée et enfin la région coccygienne (queue).

Les nageoires des Poissons sont supportées par des éléments squelettiques, les rayons. En fonction de la forme externe et de la structure squelettique, on distingue divers types de queues. La queue est *protocerque* quand elle se termine en pointe (ce type est caractéristique chez les embryons); quand la partie dorsale est symétrique à la partie ventrale, la queue est dite *homocerque*, alors qu'elle devient *hétérocerque* lorsque la partie dorsale se développe plus que l'autre. La nageoire caudale est *géphyrocerque* quand elle est constituée par la soudure de la nageoire dorsale et de la nageoire anale au niveau de l'extrémité postérieure du Poisson.



C. Bevilacqua

▲ ***Squelette d'un Mammifère Lémuridé*** **(Loris tardigradus).**

La ceinture thoracique ou scapulaire est reliée par des muscles à la colonne vertébrale. Elle occupe une position antérieure et comprend plusieurs éléments squelettiques, sur lesquels s'articulent les membres thoraciques. La ceinture pelvienne, en position postérieure, s'unit à la colonne vertébrale, et porte les membres abdominaux.

Les membres des Vertébrés peuvent être classés en *ichthyoptérygiums*, ou nageoires, et en *chiroptérygiums*, ou membres marcheurs. Les ichthyoptérygiums sont les membres des Poissons (Tétraptérygiens), et sont représentés par les nageoires pectorales et pelviennes.

Les Vertébrés terrestres (Tétrapodes) sont par contre caractérisés par les chiroptérygiums ou membres pentadactyles (à cinq doigts), qui peuvent subir de profondes modifications en fonction de leur utilisation lors de la locomotion (selon qu'ils marchent, qu'ils nagent, qu'ils volent, etc.). Le membre typique est constitué, à partir de la ceinture, par le stylopode, le zeugopode et l'autopode, qui correspondent respectivement au bras, à l'avant-bras et à la main pour le membre antérieur, et à la cuisse, à la jambe et au pied pour le membre postérieur.

La *musculature* est initialement métamérique; elle le reste de façon évidente, chez les Poissons adultes, dont le tronc et la queue présentent nettement des *myomères* alternant avec des lames conjonctives ou *myoseptes*. Chez les Vertébrés supérieurs, les muscles peuvent dériver de divers métamères.

Les muscles sont volontaires ou involontaires. Les muscles à motion volontaire sont constitués par des fibres musculaires striées, dépendant des nerfs encéphalo-spinaux; les muscles à motion involontaire sont constitués par des fibres musculaires lisses, sous le contrôle du système nerveux sympathique. Les muscles du cœur ont une structure particulière, car ils sont à la fois involontaires et constitués par des fibres striées spéciales et anastomosées.

La coupe transversale du tronc d'un Poisson montre deux groupes de deux masses musculaires : les dorsales (épiaxiales) et les ventrales (hypoaxiales); ces quatre masses musculaires sont séparées par deux cloisons perpendiculaires entre elles, dont l'une est horizontale et l'autre verticale. Chez les Tétrapodes, on assiste à la réduction de la musculature épiaxiale et à un important développement de la musculature hypoaxiale.

▼ *Représentation schématique de l'encéphale chez divers groupes de Vertébrés :* ***A. Poisson Téléostéen*** **(Salmo fario)** ; ***B, Amphibien Anoure*** **(Rana esculenta)** ; ***C, Reptile*** **(Alligator)** ; ***D, Oiseau (pigeon)*** ; ***E, Mammifère Rongeur (lièvre)*** ; ***F, Mammifère carnivore (chien).*** ***On notera les proportions des différentes parties de l'encéphale au cours de l'évolution; ca, cerveau antérieur (télencéphale); ci, cerveau intermédiaire (diencéphale); cm, cerveau moyen (mésencéphale); cp, cerveau postérieur ou cervelet (métencéphale); ct, arrière-cerveau ou bulbe rachidien (myélencéphale).***

La locomotion des organismes aquatiques est due surtout à l'action des muscles du tronc et de la queue : la contraction déphasée des muscles longitudinaux des côtés gauche et droit du corps permet l'ondulation du corps, de la queue et de la nageoire caudale. Cette dernière est l'organe propulseur le plus efficace chez les Poissons; les autres nageoires servent presque uniquement de gouvernails de direction ou de profondeur. Il y a toutefois des exceptions : les hippocampes, par exemple, nagent uniquement par de très rapides mouvements continuels de la nageoire dorsale; les balistes, dont le corps est très rigide, se meuvent également grâce aux mouvements de leur nageoire dorsale.

Chez les Vertébrés terrestres, la locomotion dépend des muscles des membres; la musculature correspondante est très développée, et permet le déplacement de l'individu dont le corps glisse sur le sol ou, chez les plus évolués, se soulève au-dessus de terre. Chez les Oiseaux, les membres thoraciques (ailes) sont adaptés au vol.

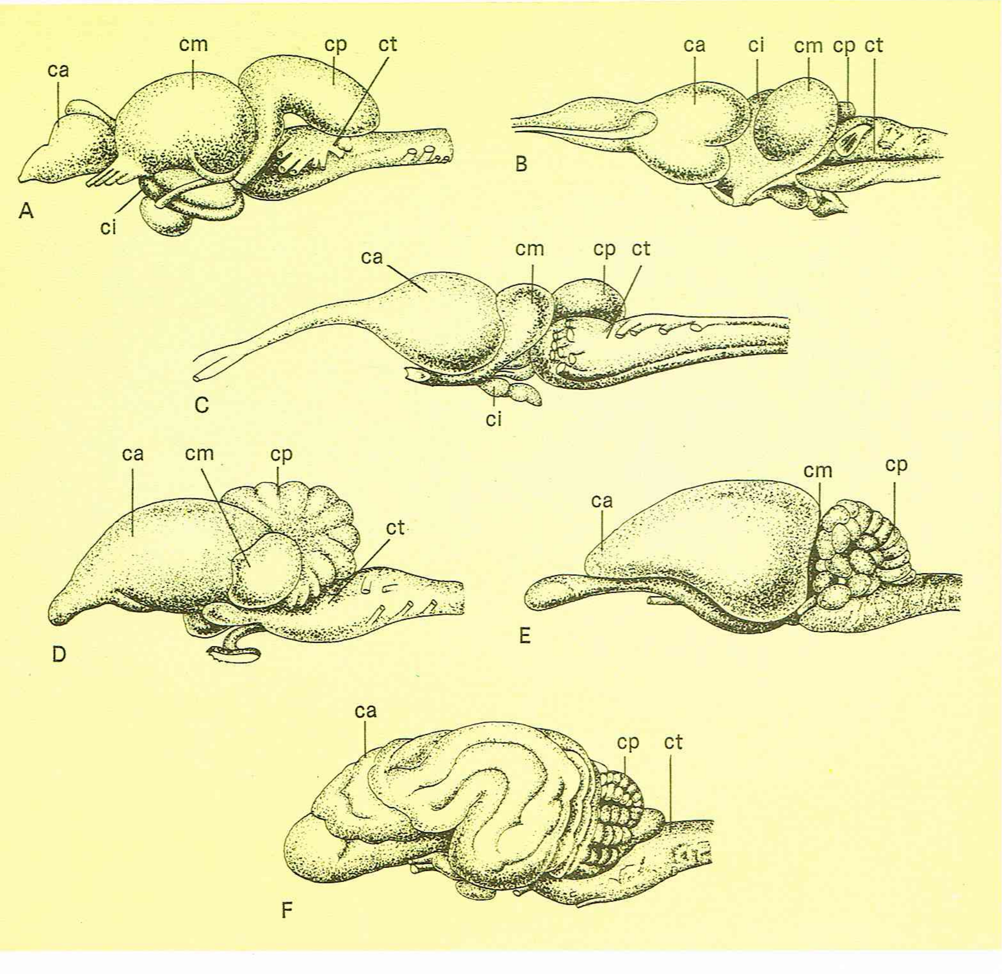
La musculature cutanée, réduite chez les Poissons, est bien développée chez les Reptiles, où elle sert aux mouvements des plaques, et chez les Oiseaux en vue du mouvement des plumes. Chez les Mammifères, il peut y avoir une musculature de la face, propre à des mouvements expressifs.

Les organes électriques de certains Poissons (par exemple les torpilles) dérivent de la musculature; des fibres musculaires modifiées constituent dans ce cas diverses plaques, séparées par des couches conjonctives; des terminaisons nerveuses aboutissent aux plaques et peuvent créer de notables différences de potentiel.

Système nerveux. On distingue le système nerveux central et le système nerveux périphérique.

Le premier est représenté par l'encéphale et par la moelle épinière, coiffés par les méninges, et compris respectivement dans le crâne et dans la colonne vertébrale. L'encéphale, dont le développement varie suivant les groupes de Vertébrés, est constitué par la dilatation de l'extrémité antérieure du tube neural, qui se différencie en plusieurs parties : le cerveau (formé par l'ensemble du télencéphale, du diencéphale et du mésencéphale), le cervelet (métencéphale) et le bulbe rachidien ou moelle allongée (myélencéphale). Chez les Mammifères, la surface du cerveau présente de nombreux reliefs ou circonvolutions.

Le système nerveux périphérique regroupe de nombreux nerfs et ganglions nerveux. Il existe des nerfs crâniens, annexés à l'encéphale, au nombre de dix chez les Vertébrés inférieurs, et de douze chez les Vertébrés supérieurs. Les nerfs spinaux sont reliés pour leur part à la moelle épinière. Alors qu'on distingue chez les Cyclostomes des nerfs dorsaux sensitifs et des nerfs ventraux moteurs, les nerfs spinaux des autres Vertébrés ont ces deux fonctions, ce sont des nerfs mixtes. Enfin, le contrôle du système circulatoire, de l'appareil respiratoire et de l'appareil digestif, indépendant de la volonté, relève du système nerveux viscéral (orthosympathique et parasympathique).



I.G.D.A.

Les *organes des sens* sont très évolués; des récepteurs spécialisés recueillent les sensations tactiles, douloureuses, thermiques, etc. Chez les Poissons, ce sont des papilles, localisées dans la cavité buccale, sur la tête et sur les côtés du corps, qui font office de récepteurs gustatifs. Chez les Tétrapodes, par contre, ces récepteurs sont limités à la langue et parfois au voile du palais. Les organes olfactifs se logent dans des fossettes olfactives chez les Poissons, et dans des fosses nasales chez les Vertébrés terrestres. Les organes visuels ou yeux et les organes auditifs et statiques sont également bien développés.

Chez les Poissons, le système de la ligne latérale joue un rôle prépondérant : les vibrations et la pression de l'eau sont recueillies par des papilles sensitives distribuées principalement le long de cette ligne, qui court longitudinalement sur les flancs de l'individu.

Le *système circulatoire* est clos. Chez tous les Vertébrés existe un système sanguin où s'écoule le sang, ainsi qu'un système lymphatique, réservé à la lymphe.

Les globules rouges, ou hématies, contiennent un pigment respiratoire unique, l'*hémoglobine,* qui fixe l'oxygène atmosphérique et le transmet aux tissus. Le sang possède à la fois une fonction respiratoire et une fonction nutritive.

La circulation, due au travail cardiaque de propulsion, s'effectue dans les artères, les veines et les capillaires sanguins.

Chez les Vertébrés aquatiques, dont la respiration est branchiale, la circulation est simple : le sang veineux — pauvre en oxygène — est propulsé par le cœur, vers les branchies où il se charge d'oxygène et devient du sang artériel; de là, il va, par les artères et les capillaires, nourrir et oxygéner les tissus. Appauvri ainsi en oxygène, le sang, de nouveau veineux, passe dans les veines et retourne au cœur.

Chez les Vertébrés terrestres, dont la respiration est pulmonaire, la circulation devient double, et on distingue une petite et une grande circulation : du cœur, le sang veineux est envoyé aux poumons où il s'oxygène, pour revenir ensuite au cœur (petite circulation ou circulation pulmonaire); dans la grande circulation ou circulation générale, le sang artériel, propulsé par le cœur, va irriguer les tissus, puis retourne au cœur (sang veineux). Pour que cette circulation plus complexe se réalise, le sang veineux ne doit pas se mélanger au sang artériel; chez ces Vertébrés, il y a donc division du cœur en deux parties, cœurs droit et gauche; le sang réduit passe par le côté droit, et le sang oxygéné transite par le côté gauche. La séparation complète des deux circulations a lieu chez les Oiseaux et les Mammifères (circulation double et complète), alors que, chez les autres groupes, on observe une circulation double et incomplète, dans la mesure où s'opère un mélange partiel du sang veineux et du sang artériel.

L'*appareil digestif* s'étend de l'ouverture buccale ou orale à l'orifice anal ou anus, en effectuant beaucoup de détours. Le tube digestif commence par la bouche ou cavité buccale, suivie par le pharynx qui, chez les Vertébrés à respiration branchiale, est perforé par les fentes branchiales. La bouche reçoit la sécrétion de glan-

des séreuses et mucipares; chez les Mammifères terrestres, il existe des glandes salivaires. Normalement, la bouche est pourvue de processus spéciaux servant à la préhension et souvent à la trituration des aliments; alors que chez les Cyclostomes et chez les larves des Amphibiens, on trouve des saillies de nature cornée (dents cornées), il y a chez les autres Vertébrés des dents, souvent très robustes et de morphologie complexe, formées par une substance vivante, la dentine, recouverte d'émail non renouvelable. Seuls les Oiseaux et les Chéloniens actuels sont dépourvus de dents; elles sont remplacées par des productions cornées portées par les mâchoires (bec ou rhamphothèque).

Le pharynx est suivi par l'œsophage, puis, chez de nombreux Vertébrés, par l'estomac, renflement pourvu de glandes sécrétrices du suc gastrique; ce dernier intervient au début du processus de digestion. Le tube digestif se continue par l'intestin grêle, et enfin par le gros intestin ou côlon, que termine l'orifice anal ou anus. L'intestin produit des enzymes digestives et sert — importante fonction — à l'absorption des matières nutritives; pour cette raison, sa superficie interne est largement développée par d'innombrables replis et appendices, richement vascularisés, les villosités intestinales. Chez les Mammifères, l'intestin grêle est constitué par le duodénum, le jéjunum et l'iléon. L'intestin est normalement très long et très contourné, surtout chez les herbivores. Chez de nombreux Vertébrés, l'intestin se termine par un cloaque, où débouchent aussi les conduits des gonades (gonoductes) et des organes excréteurs (uretères et urèthres).

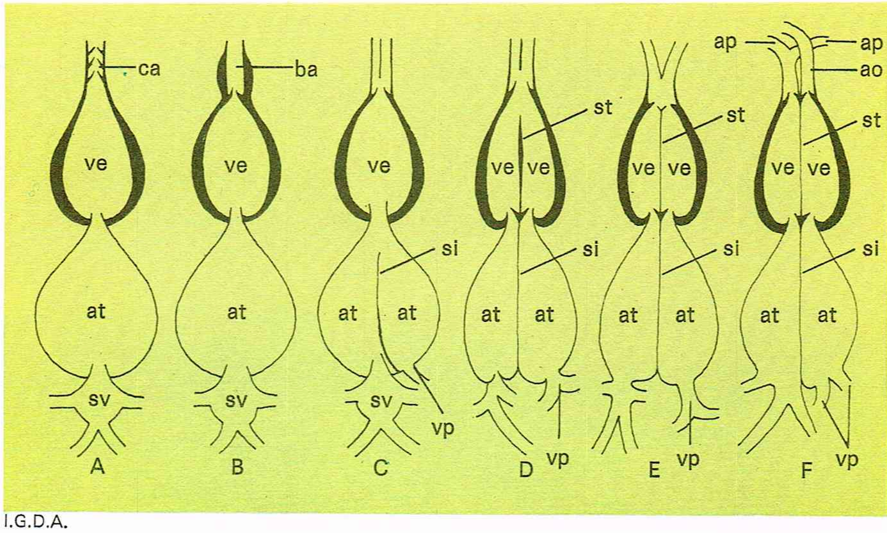
Diverses formations glandulaires sont annexées à l'intestin, certaines étant particulièrement développées. Le foie sécrète la bile déversée dans l'intestin grêle par les canaux biliaires; chez de nombreux Animaux, elle a son réceptacle, la vésicule biliaire. Le pancréas sécrète le suc pancréatique, très riche en enzymes digestives, envoyé lui aussi dans l'intestin grêle.

Appareil excréteur. Les produits de déchet du métabolisme des Vertébrés sont éliminés en partie par l'intestin, et en partie par l'appareil excréteur ou rénal. La peau a aussi une fonction excrétrice assurée par l'intermédiaire de la sueur. L'appareil rénal ou urinaire est constitué par l'ensemble des néphridies, qui peut aboutir dans le cloaque ou dans un orifice externe séparé. La structure de l'appareil rénal est variable, et l'on distingue le pronéphron, le mésonéphron, et le métanéphron; ce dernier existe chez les Vertébrés supérieurs.

Appareil respiratoire. Chez les Vertébrés aquatiques respirant dans le milieu liquide, l'appareil respiratoire est constitué par les branchies; les Vertébrés subaériens ont un appareil pulmonaire. Il y a aussi parfois des cas de respiration cutanée.

Les branchies caractérisent les Poissons et les larves des Amphibiens : leur pharynx présente des deux côtés plusieurs arcs branchiaux, portant les lamelles branchiales, irriguées par les artères branchiales. Les fentes branchiales, qui en dérivent, sont normalement au nombre de cinq à sept; elles peuvent déboucher directement à l'extérieur, comme chez les requins et chez les raies, ou bien, comme chez les Téléostéens, être recouvertes par les opercules. Chez de nombreuses larves d'Amphibiens, les branchies font complètement saillie à l'extérieur, et elles ont l'aspect de deux touffes arborescentes situées sur les côtés de la tête; durant la métamorphose, les branchies s'atrophient, sauf en des cas particuliers, quand l'adulte conserve l'aspect larvaire (néoténie).

De leur côté, les Amphibiens adultes, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères sont pourvus de poumons, dérivant de l'intestin antérieur (œsophage) qui se dilate en un organe sacciforme; lors du développement, celui-ci se sépare en deux parties distinctes. Chez les Amphibiens, les poumons ont encore une structure simple, le plus souvent sacciforme, avec des cloisons internes, qui en augmentent la superficie pour mieux assurer les échanges gazeux. Chez les Oiseaux et les Mammifères, la structure des poumons est beaucoup plus compliquée, d'aspect spongieux; il s'y forme d'innombrables chambres, par suite de la subdivision poussée des nombreux canaux existants, qui se terminent par les alvéoles pulmonaires.



I.G.D.A.

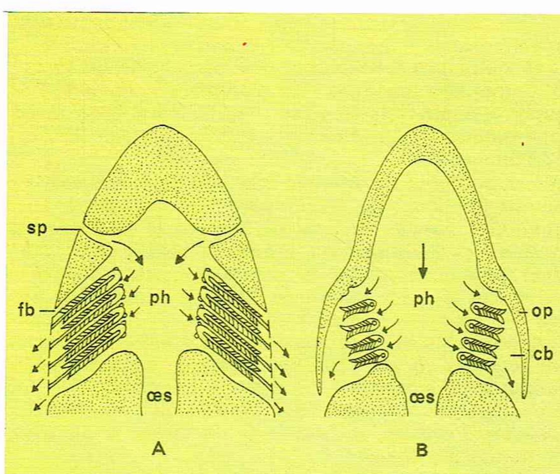
▲ *Représentation schématique du cœur chez divers groupes de Vertébrés; A, Poissons Sélaciens; B, Poissons Téléostéens; C, Amphibiens; D, Reptiles inférieurs; E, crocodiles; F, Oiseaux et Mammifères : ao, aorte; ap, artères pulmonaires; at, atrium ou oreillette; ba, bulbe artériel; ca, cône artériel; si, septum ou cloison interauriculaire; st, septum ou cloison interventriculaire; sv, sinus veineux; ve, ventricule; vp, veine pulmonaire.*

Reproduction

Chez la majeure partie des Vertébrés, on trouve des individus mâles et femelles mais, dans certains groupes (dont les Poissons), il y a de nombreux cas d'hermaphrodisme simultané (phases sexuelles mâle et femelle simultanément présentes dans les gonades) ou successif (pendant un certain temps, les gonades sont d'un sexe, puis prennent les caractères du sexe opposé). Les gonades sont paires, mais, dans certains groupes, l'une d'elles dégénère.

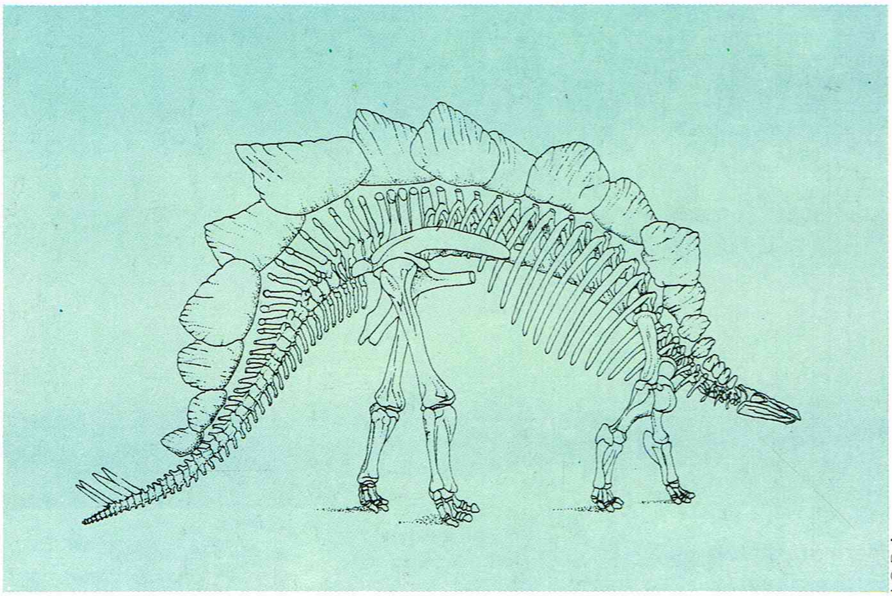
La fécondation est externe chez presque tous les Poissons; elle est toutefois interne chez les Poissons cartilagineux dont les mâles possèdent un organe copulateur, le *myxoptérygium*, dérivant des nageoires ventrales; chez d'autres, comme les *Lebistes*, les mâles sont pourvus d'un gonopode, formé par la transformation de la nageoire anale. Chez les autres Vertébrés, la fécondation est en général interne : les mâles sont munis d'un organe copulateur, le pénis.

La reproduction est uniquement sexuée. Une partie des Vertébrés est ovipare : les femelles pondent des œufs qui se développent extérieurement, ainsi que cela se passe chez la plupart des Poissons, des Amphibiens, des Reptiles et chez tous les Oiseaux. Les autres Vertébrés sont généralement vivipares : l'embryon se développe complètement avant d'être mis au monde. On distingue cependant les vivipares vrais, dont l'embryon se développe à l'intérieur de l'utérus maternel dont il reçoit la nourriture (Mammifères, sauf les Monotrèmes), et les pseudovivipares, mieux nommés ovovivipares, chez qui l'embryon, bien que se développant dans le sein maternel, se nourrit seulement des réserves contenues dans l'œuf (cas de nombreux Poissons).



I.G.D.A.

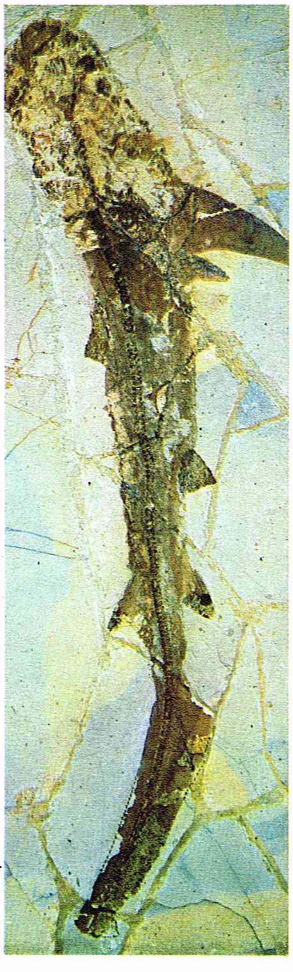
◀ *Représentation schématique de l'appareil branchial des Poissons; A, Sélaciens; B, Téléostéens; cb, cavité branchiale; fb, fentes branchiales; œs, œsophage; op, opercule; ph, pharynx; sp, spiraculum; les flèches indiquent la direction de l'eau dont le flux irrigue les branchies.*



I.G.D.A.

▲ *Reconstitution du squelette d'un* **Stegosaurus**, *Reptile connu sous le nom plus commun de dinosaure.*

▼ *Empreinte fossile d'un Squaliforme Carcaride* **(Pseudogaleus voltae)** [*Muséum d'histoire naturelle de Vérone*].



C. Bevilacqua

Origine et évolution des Vertébrés

On peut résumer en quelques grandes lignes l histoire des Vertébrés depuis trois cent quatre-vingts millions d'années, c'est-à-dire depuis qu'apparurent vraisemblablement les premières formes de vie qu'on peut attribuer à l'organisation structurale des Vertébrés; les premiers étaient les Agnathes, organismes à bouche dépourvue de mâchoires (ce qu'on observe encore aujourd'hui chez les lamproies). Puis vinrent, dans l'ordre, les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles; les Reptiles donnèrent ensuite deux nouvelles lignées, celle des Mammifères et celle des Oiseaux. Les Vertébrés sont donc des Animaux très anciens, puisqu'ils apparurent au début du Paléozoïque.

A l'Ordovicien, il existait des organismes (Agnathes) dont les caractères étaient semblables à ceux des Cyclostomes actuels. Au Silurien et au Dévonien vivaient les deux grands groupes des Ostracodermes et des Placodermes Acanthodiens. Les Ostracodermes étaient des Agnathes, dépourvus de mâchoires, pisciformes et munis de grosses plaques de revêtement sur le corps et d'un bouclier osseux sur la tête. Les Placodermes étaient eux aussi des Vertébrés pisciformes, mais rattachés aux Gnathostomes, Animaux possesseurs de mâchoires, à l'endosquelette cartilagineux mais partiellement ossifié, et aux nageoires à gros rayons. Ces Vertébrés connurent leur apogée au Paléozoïque, puis disparurent vers la fin de la même ère (les Placodermes disparurent dès le Dévonien).

Au Dévonien, les grands groupes de Poissons à squelette cartilagineux ou osseux étaient déjà représentés; les premiers représentants des Tétrapodes, les Stégocéphales, dérivent de ces Poissons (Crossoptérygiens).

Les Amphibiens connurent une période de prospérité du Carbonifère au Trias. Au Carbonifère, ils furent la souche des premiers Reptiles : les Pélicosauriens et les Cotylosauriens. Au Permien apparurent les Tortues (Chéloniens).

C'est au début du Mésozoïque que se différencièrent d'autres Reptiles : les Plésiosauriens et les Ichthyosauriens; ces derniers étaient pisciformes et parfaitement adaptés à la vie aquatique. D'autres Reptiles (Ptérosauriens) devinrent aptes à voler, comme d'énormes chauves-souris. Ces diverses formes de Reptiles s'éteignirent dès l'ère de leur apparition au Mésozoïque. Seuls les Rhynchocéphales du Mésozoïque nous ont légué un représentant toujours en vie, l'hattérie ponctuée ou sphénodon *(Sphenodon punctatus* ou *Hatteria punctata),* qui vit dans certaines îles de Nouvelle-Zélande; ce Reptile, recouvert d'écailles, ressemble à un lézard trapu avec une nette crête dorsale.

Au Mésozoïque, les Reptiles étaient très répandus et souvent représentés par des espèces de taille impressionnante (dinosaures); certains étaient herbivores, comme le brontosaure, porteur d'un très long cou et d'une tête minuscule, et le stégosaure, dont les piquants dressés sur la queue et les plaques dorsales, osseuses et pointues, faisaient office de dispositif défensif. D'autres dinosaures étaient carnivores, le plus connu étant le tyrannosaure, qui ne prenait appui que sur ses membres postérieurs et sur sa queue. Le bouleversement des conditions écologiques provoqua la disparition de tous les dinosaures et d'une bonne partie des autres Reptiles.

Aujourd'hui, seuls sont représentés quelques groupes du Mésozoïque : les Crocodiliens, les Squamates (serpents et lézards), et les Chéloniens.

A cheval sur le Paléozoïque et le Mésozoïque, et survivant peut-être au Trias, les Thérapsidés (Reptiles) donnèrent sans doute naissance aux premiers Mammifères, alors représentés par de petits Animaux herbivores ou omnivores, faisant penser aux actuels Monotrèmes et à certains Marsupiaux. Les Mammifères réussirent à prospérer grâce à leur excellente capacité d'adaptation. Ils acquirent des caractères nouveaux, importants, parmi lesquels nous citerons avant tout la viviparité, l'aptitude à nourrir les embryons dans le corps maternel par l'intermédiaire du placenta, jusqu'à un stade de développement avancé. Cette adaptation permet une meilleure défense des petits contre les attaques des autres Animaux, ainsi qu'une excellente protection contre les mauvaises conditions de milieu; il est évident que les œufs pondus par les Reptiles étaient bien plus exposés à la destruction par les prédateurs.

Une autre évolution positive a consisté dans l'acquisition d'une homéothermie adéquate, assurant l'indépendance de la température interne vis-à-vis de celle de l'extérieur, d'où la possibilité de vivre en des lieux dont la température est défavorable à l'organisme. Ces perfectionnements, ainsi que d'autres caractères également marquants (intelligence supérieure, cerveau plus évolué, métabolisme plus actif, etc.), ont permis aux Mammifères de s'installer de façon stable sur terre et de s'y épanouir.

C'est au Jurassique qu'apparurent les Oiseaux, également issus des Reptiles; on a en effet découvert des fossiles d'Oiseaux pourvus de plumes (caractère typique des Oiseaux), mais à longue queue, à mâchoires porteuses de dents, et dont les doigts des membres thoraciques étaient munis de griffes (caractères reptiliens). L'*Archaeopteryx lithographica* est très connu par son squelette et par les empreintes de ses plumes, qui ont été trouvés dans les schistes lithographiques de Solenhofen, en Bavière.

Au Cénozoïque (c'est-à-dire il y a soixante-quinze millions d'années), les Oiseaux et les Mammifères se sont largement répandus; au Miocène, les Primates se différencièrent, et c'est il y a environ deux millions d'années (Pléistocène) que firent leur apparition les premiers Hominidés, dont dérive l'homme actuel.

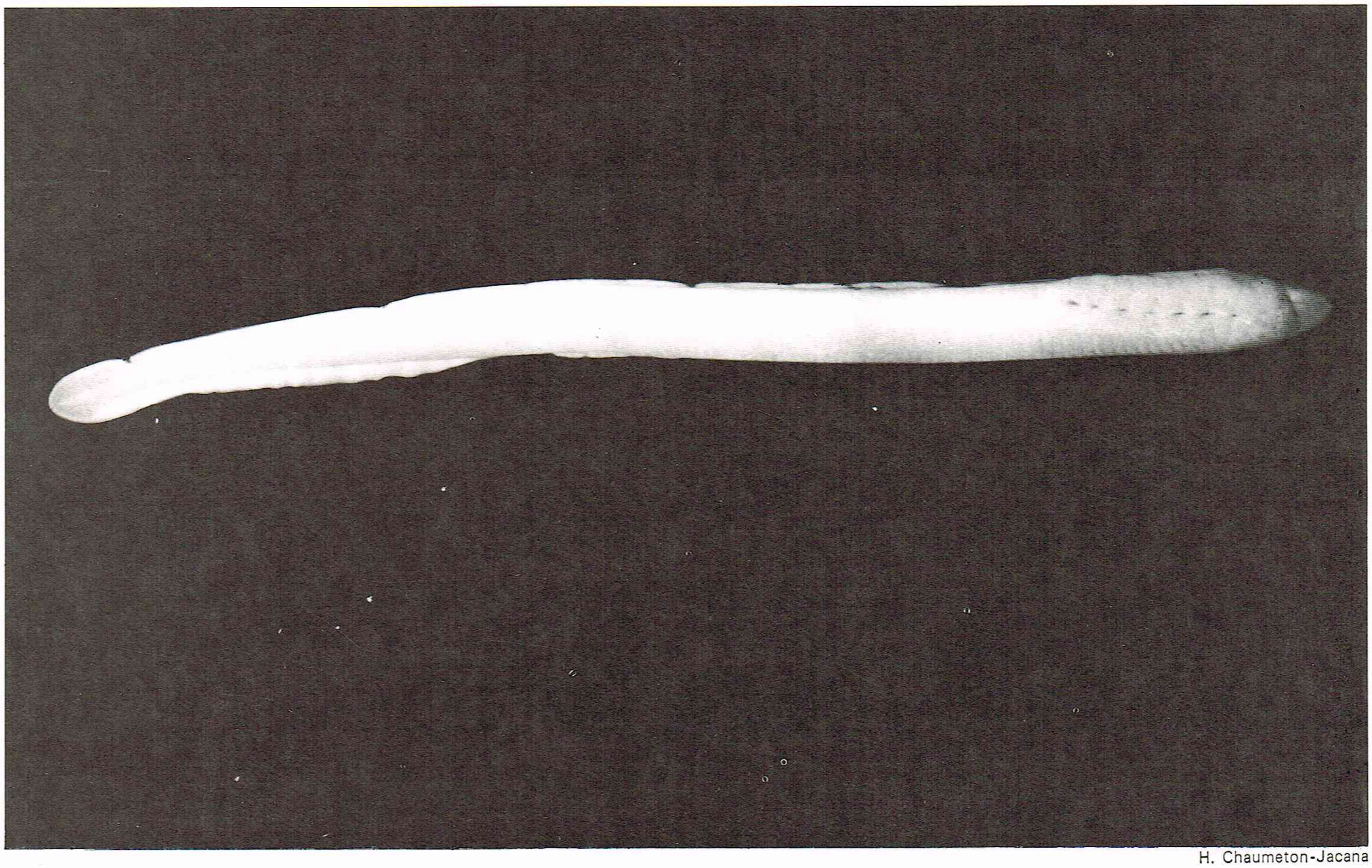
BIBLIOGRAPHIE

BAER J.G., *Comparative Anatomy of Vertebrates,* Butterworths, Londres, 1964. - COLOSI G., *Zoologia e Biologia generale,* II, UTET, Turin, 1956. - D'ANCONA U., Trattato di Zoologia, UTET, Turin, 1967. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie : Anatomie, Systématique, Biologie,* t. XII, Masson, Paris, 1954. - MONTALENTI G., *L'evoluzione,* Einaudi, Turin, 1965. - SAVAGE J.M., *L'evoluzione,* Zanichelli, Bologne, 1965. - TORTONESE E., *Gli animali superiori nella loro struttura e nella loro vita,* S.E.I., Turin, 1949. - YOUNG J.Z., *The Life of Vertebrates,* University Press, Oxford, 1952.

SYSTÉMATIQUE

Les Vertébrés vivants sont habituellement divisés en sept classes : les Cyclostomes ou Agnathes, les Chondrichthyens ou Poissons cartilagineux, les Ostéichthyens ou Poissons osseux, les Amphibiens, les Reptiles, les Oiseaux, et les Mammifères.

On considère normalement comme des Poissons les organismes de la deuxième ou de la troisième classe (il est impropre de considérer comme tels ceux de la première classe).



H. Chaumeton-Jacana

▲ *Les Agnathes, ou Cyclostomes, sont des Vertébrés aquatiques, très allongés, en forme d'anguille, dépourvus de mâchoire ; ils comptent notamment le super-ordre des Pétromyzonoïdes, avec les lamproies, dont on voit un spécimen ici.*

AGNATHES

La classe des Agnathes ou Cyclostomes *(Cyclostomata)* comprend les formes de Vertébrés dont l'organisation est la plus rudimentaire. On l'a pendant longtemps incluse parmi les Poissons, dont elle diffère cependant assez pour constituer une classe particulière.

Les Cyclostomes sont des Vertébrés aquatiques à branchies, dépourvus de mâchoire (Agnathes) et de narines paires ; ils ont un squelette cartilagineux et souvent aussi un squelette dermique ossifié ; ils sont actuellement dépourvus de nageoires paires ; on trouve cependant des pectorales chez quelques formes fossiles.

Le corps des formes actuelles est anguilliforme, et celui des formes fossiles est fusiforme ou large et déprimé à sa partie antérieure. La peau est nue et visqueuse chez les Animaux actuels, ou recouverte de plaques osseuses de grandeur, de nombre et de disposition variés chez les formes fossiles. Le squelette axial comprend la corde dorsale avec ses dépendances fibreuses ou cartilagineuses. Il existe de chaque côté une série de chambres branchiales, protégées par des cartilages externes ; elles communiquent avec l'extérieur grâce à des orifices séparés, ou bien par un orifice commun.

Les nerfs olfactifs sont pairs, et aboutissent à un sac olfactif, d'où part un canal naso-palatin qui est dirigé d'une part vers la cavité bucco-pharyngée, et d'autre part vers la partie dorsale ou antérieure du corps, où il se termine en une narine unique et médiane. Il existe seulement deux canaux semi-circulaires dans le labyrinthe.

Le terme de Cyclostomes a aujourd'hui une signification plus étendue que naguère, car il inclut non seulement les espèces vivantes, comme la lamproie et les myxines, mais aussi de nombreuses formes fossiles, généralement groupées sous le vocable d'Ostracodermes.

Les Cyclostomes sont répartis en trois sous-classes ; celle des Chélodontes, entièrement éteinte et très hétérogène, ne sera pas étudiée.

Sous-classe des Céphalaspidomorphes

Les Céphalaspidomorphes *(Cephalaspidomorpha)* possèdent une narine, située au milieu du côté dorsal de la tête, entre les yeux, ou juste devant ceux-ci. Le canal naso-pituitaire se termine en cul-de-sac. Il existe plusieurs ouvertures branchiales de chaque côté du corps. Les nageoires pectorales sont présentes. C'est le groupe le plus nombreux et le mieux connu des Cyclostomes. Il comprend trois super-ordres, dont deux ne comprennent que des formes fossiles.

Classe des Agnathes

☐ *Sous-classe des Céphalaspidomorphes*

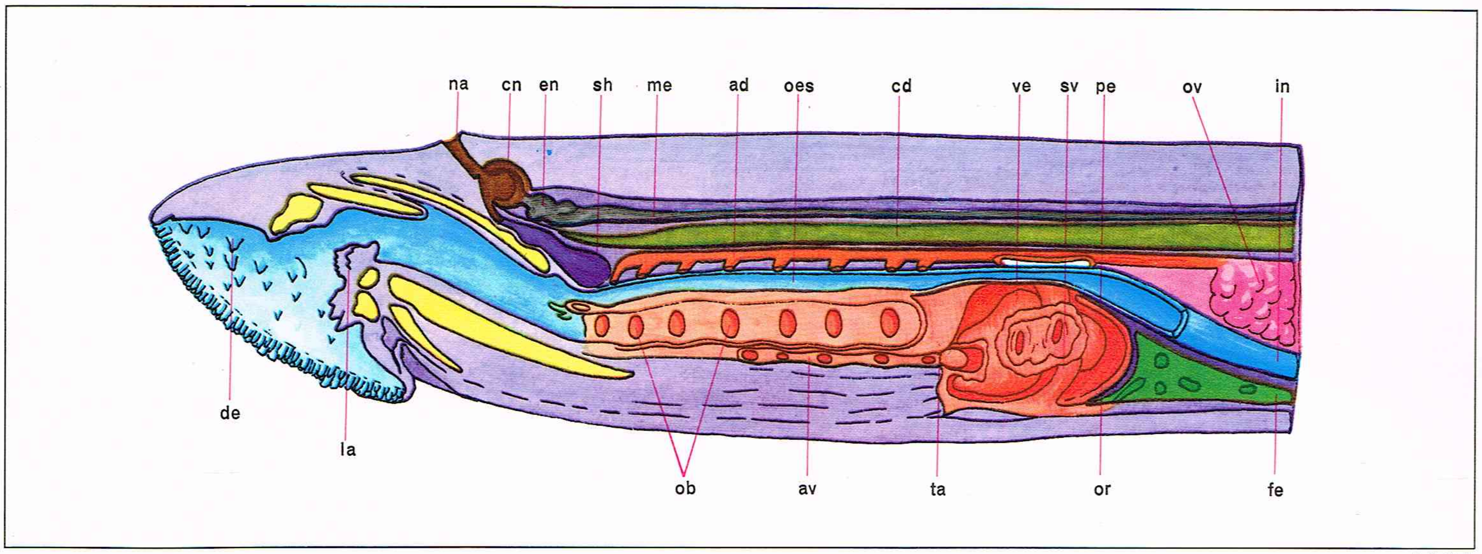
— Super-ordre des Ostéostracés *
— Super-ordre des Anaspidés *
— Super-ordre des Pétromyzonoïdes

☐ *Sous-classe des Ptéraspidomorphes*

— Super-ordre des Hétérostracés *
— Super-ordre des Myxinoïdes

☐ *Sous-classe des Chélodontes* *

* *Groupes fossiles*



I.G.D.A.

Super-ordre des Ostéostracés

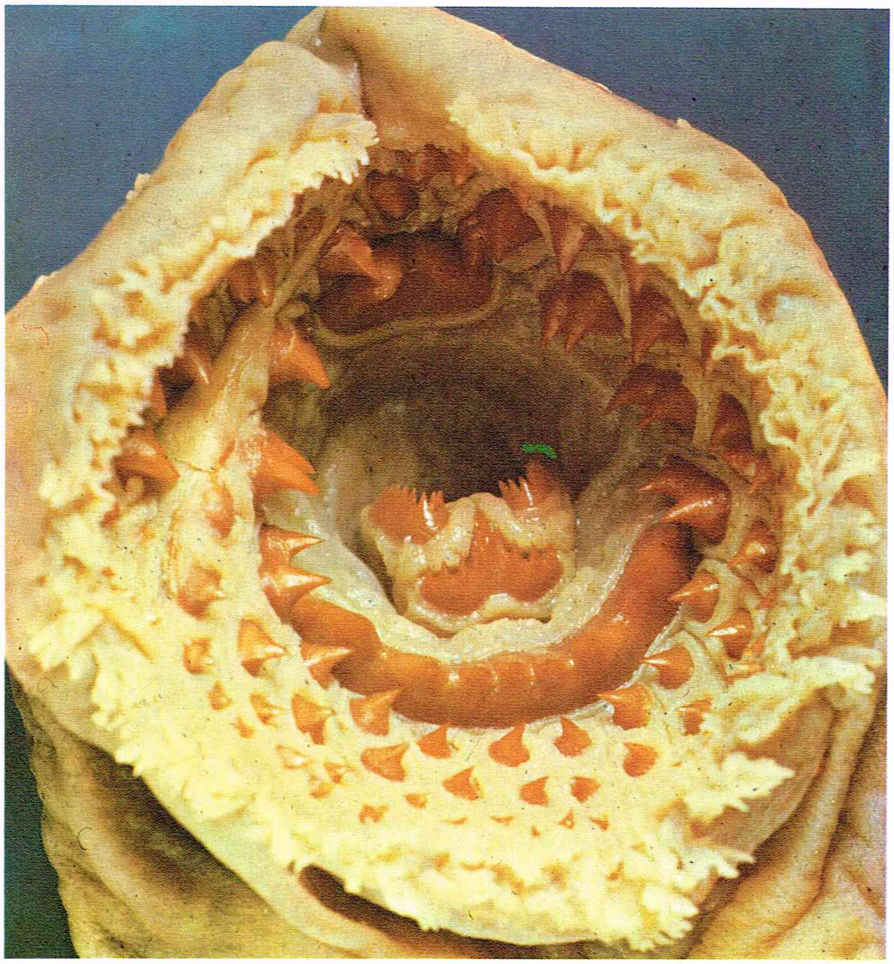
Les Ostéostracés *(Osteostraci)*, tous fossiles, avaient un corps élargi vers l'avant; ce sont les mieux connues des formes éteintes.

Super-ordre des Anaspidés

Les Anaspidés *(Anaspida)*, qui étaient planctoniques selon toutes probabilités, ont été retrouvés seulement à l'état fossile.

Leur corps, sans bouclier céphalique, était comprimé latéralement.

▼ ***Gros plan de l'intérieur de la bouche de la lamproie marine,* Petromyzon marinus.**



A. Margiocco

Super-ordre des Pétromyzonoïdes

Les Pétromyzonoïdes *(Petromyzonoidea)* ou Pétromyzoniformes, appelés souvent lamproies, forment le groupe le plus nombreux et le plus répandu des Cyclostomes actuels. Les Pétromyzoniformes ont un corps long et cylindrique, recouvert d'une peau nue et visqueuse, très riche en cellules mucipares.

Ils possèdent deux nageoires dorsales, souvent contiguës; la nageoire postérieure se trouve en liaison avec la caudale, elle-même reliée à une petite nageoire anale. La structure du squelette, totalement cartilagineux, est simple. Une série d'arcs neuraux, ouverts dorsalement, surmontent la corde dorsale; il n'y a pas de centres vertébraux.

La bouche est circulaire et située à l'extrémité antérieure de la tête : elle forme une cavité infundibuliforme, sur les parois de laquelle sont distribuées, en nombre variable, des dents cornées, renouvelées périodiquement. Certaines dents sont portées par des plaques dentaires de différentes tailles; et parfois par la langue, dont elles forment l'armature.

L'entonnoir buccal fait fonction de ventouse. Ainsi, l'Animal peut s'attacher aux rochers, ou, pour se nourrir, aux Poissons. Ceux-ci ont leur chair rongée par les mouvements de râpe de la langue du prédateur. Les lamproies ont une sécrétion buccale anti-coagulante, qui leur permet d'avaler facilement le sang de leurs victimes, dont le tégument garde après coup une marque circulaire. Toutes les lamproies ne se comportent pas en ectoparasites.

Les sept sacs branchiaux communiquent avec l'extérieur par autant d'orifices. Intérieurement, ces sacs débouchent dans un vestibule branchial, l'aqueduc, qui est un canal partant du pharynx, passant sous l'œsophage, parallèlement à celui-ci, et se terminant en cul-de-sac. Le tube digestif est droit, il ne forme pas d'anses et ne présente pas de parties différenciées.

La circulation sanguine est simple, et le sang contient des globules rouges ronds, biconvexes et pourvus d'un noyau. Dans le cœur, on observe trois cavités successives (sinus veineux, oreillette, ventricule) où passe le sang veineux, provenant des différentes parties du corps, avant d'être envoyé aux branchies.

La moelle épinière est aplatie en ruban et les racines (dorsales et ventrales) des nerfs rachidiens ne sont pas réunies.

La reproduction a lieu une seule fois au cours de la vie. Les individus sexuellement mûrs se distinguent plus ou moins clairement par leur couleur et par la forme de leurs nageoires dorsales. Les œufs, assez petits, se divisent complètement après fécondation.

La larve subit une métamorphose. Pendant le stade larvaire, ces Animaux ont des yeux rudimentaires et une bouche dépourvue de dents, entourée d'une lèvre en forme de fer à cheval. Les chambres branchiales débouchent directement dans l'œsophage. Ces larves

ont été à l'origine considérées comme un genre spécial; on les appelle *Ammocètes*.

Les larves sont microphages et s'enfoncent habituellement dans la vase; par suite de modifications de leurs chromatophores, elles changent de couleur plus facilement que les adultes. Leur métamorphose dite prépubérale est tardive et se produit au bout de plusieurs mois (vers la troisième année).

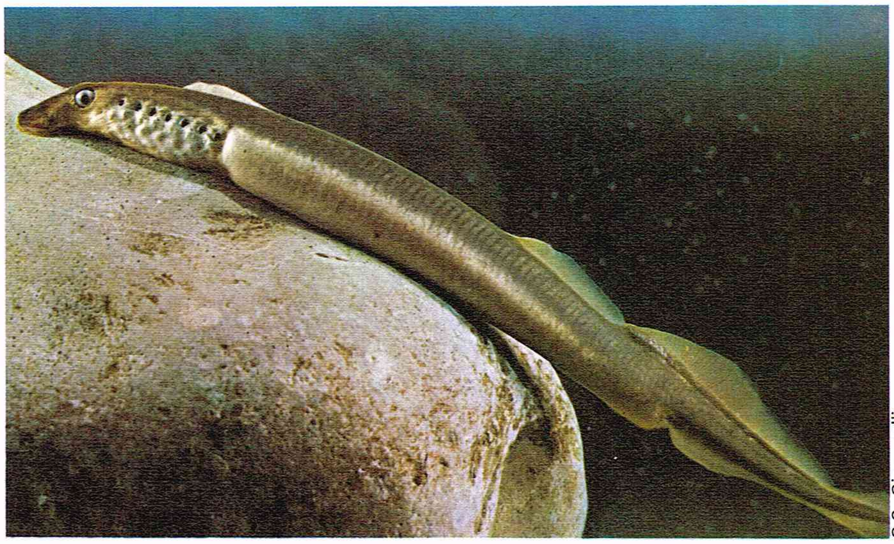
La chair des lamproies est comestible; la cuisson détruit un poison présent dans leur sang qui normalement agirait sur le système nerveux.

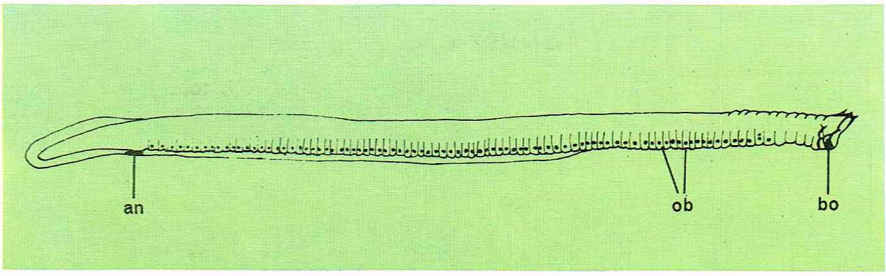
Certaines espèces de Pétromyzoniformes vivent sédentairement dans les eaux douces; d'autres sont migratrices, et partant de la mer, remontent le cours des fleuves pour se reproduire.

La plus grande est *Petromyzon marinus,* la lamproie marine, qui mesure jusqu'à 1 m de longueur. Elle est brun grisâtre, avec des taches et des marbrures plus foncées ou noires. Cette espèce est commune sur toutes les côtes européennes, on la rencontre aussi sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord. Sa migration dans les fleuves a lieu au printemps ou au début de l'été; les œufs sont pondus dans de petits creux, sur des fonds pierreux ou caillouteux. Les larves, de couleur uniforme, possèdent une unique nageoire dorsale. Elles passent de trois à cinq ans dans les fleuves et descendent à la mer quand elles mesurent de 10 à 20 cm.

Lampetra fluviatilis, la lamproie fluviale, ne dépasse pas 50 cm. Elle est de couleur gris olivâtre, et presque blanche sur le ventre. Elle aussi est migratrice et, comme la précédente, se nourrit sur des Poissons. On la rencontre dans différentes régions d'Europe. Ces Cyclostomes ont beaucoup souffert des nuisances dues à l'homme (construction de barrages, pollution des eaux, etc.).

Nous citerons encore deux formes très voisines, dulçaquicoles, *Lampetra planeri,* la lamproie de Planer, et *Lampetra zanandreai,* la lamproie de Zanandréa, de couleur grise et ne dépassant pas 20 cm de long.


G.S. Giacomelli



I.G.D.A.

▲ ***En haut,*** **Lampetra planeri** ***(la lamproie de Planer) vit dans les ruisseaux; en bas, représentation schématique de*** **Myxine glutinosa,** ***ou myxine : an, anus; ob, ouvertures branchiales; bo, bouche.***

Sous-classe des Ptéraspidomorphes

Les Ptéraspidomorphes *(Pteraspidomorpha)* sont les plus anciens Ostracodermes connus; ils sont aplatis dorso-ventralement, ont un seul orifice branchial externe; la partie inférieure de leur corps est couverte d'une carapace.

Ils sont divisés en deux super-ordres; celui des Hétérostracés, fossile, ne sera pas étudié.

Super-ordre des Myxinoïdes

Les Myxinoïdes *(Myxinoidea)* ou Myxiniformes constituent le second groupe de Cyclostomes vivants; les rapports phylogéniques sont nettement différents de ceux des Pétromyzoniformes. La bouche est située ventralement et se présente comme une fente longitudinale, entourée de huit cirrhes courts. La narine se trouve à l'extrémité du museau. Le canal naso-pituitaire débouche dans le pharynx et sert à amener l'eau aux branchies. Les chambres, ou sacs branchiaux, sont au nombre de cinq à quinze paires, et s'ouvrent parfois, à l'extérieur, de chaque côté du corps, par un orifice commun. Le côté gauche de l'Animal présente un conduit œsophago-cutané, qui fait communiquer le tube digestif avec l'extérieur. La langue, bien caractéristique, constitue, grâce à une puissante musculature, un système érosif très efficace; la voûte buccale possède une dent unique. Les yeux sont rudimentaires.

Le squelette est encore plus rudimentaire que chez les Pétromyzoniformes. Le corps des Myxinoïdes est anguilliforme, bordé à l'arrière par une nageoire caudale très réduite. Le long de chaque flanc débouche une série de pores, exutoires de sacs glandulaires, producteurs de mucus : la peau est donc très visqueuse. L'ouverture cloacale se trouve sur la face ventrale, non loin de l'extrémité postérieure du corps.

Ces Cyclostomes, normalement unisexués, sont parfois hermaphrodites et protandriques. Leurs œufs sont grands, ovales, protégés par une coquille cornée. A leurs deux pôles, des filaments terminés par des crochets unissent les œufs les uns aux autres, jusqu'à l'éclosion.

On connaît seulement une dizaine d'espèces. Elles sont toutes marines, et vivent dans des zones tempérées ou froides, avec une prédilection pour les fonds vaseux, où elles s'enfouissent. On les rencontre jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur. Pour se nourrir, elles s'attaquent à de gros Poissons; grâce à leur langue, elles rongent la peau et pénètrent dans la chair de la proie qu'elles dévorent jusqu'à ce qu'il ne reste plus que la peau et les os. On ne doit pas considérer absolument les Myxinoïdes comme des parasites. Ils attaquent seulement les Poissons blessés, morts, ou pris dans les filets de pêche.

L'espèce la mieux connue est *Myxine glutinosa,* la myxine glutineuse, qui habite l'océan Atlantique septentrional, la Méditerranée, où on l'a capturée seulement sur les côtes d'Algérie et du Maroc.

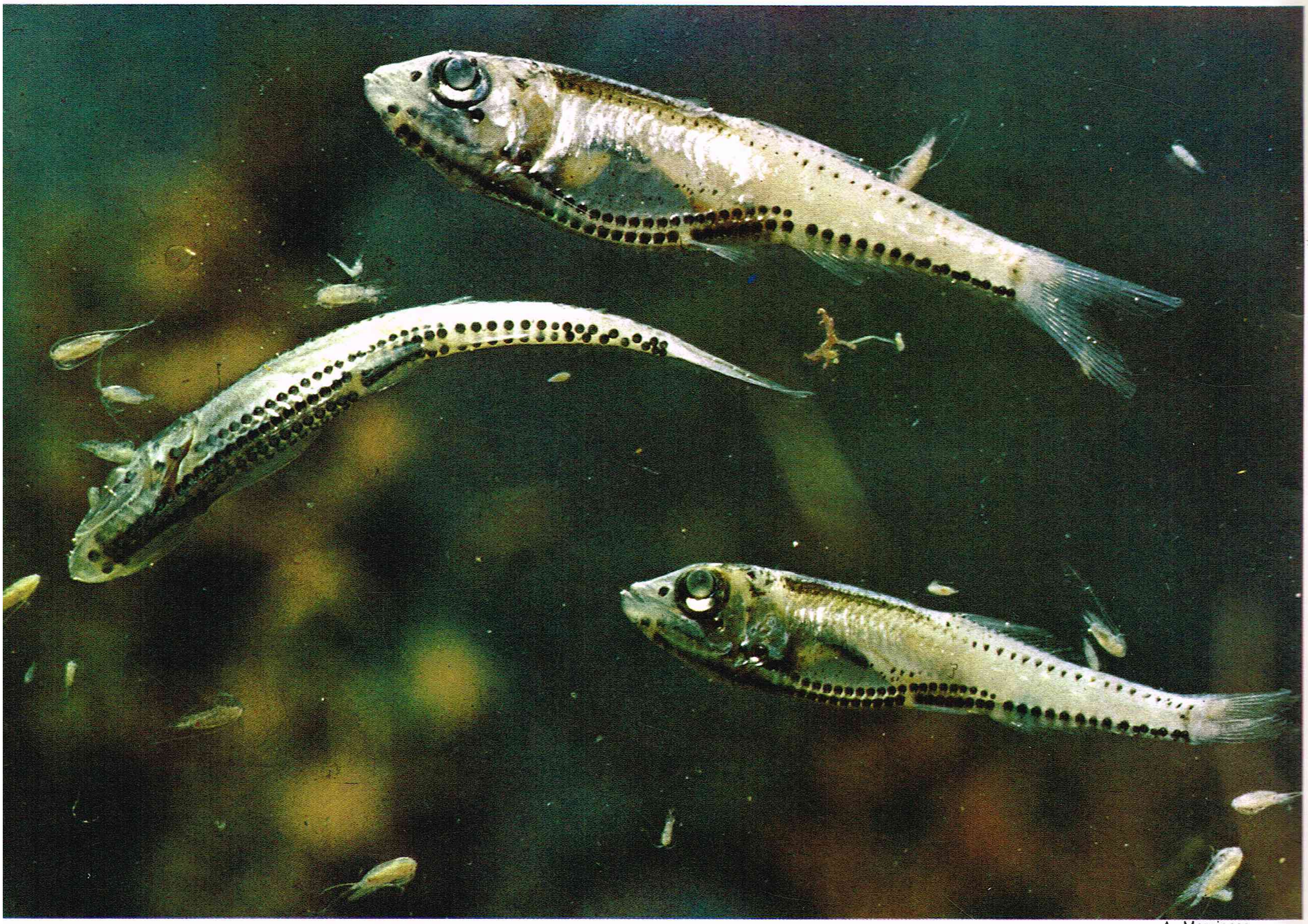
On rencontre dans les mers du Japon *Paramyxine atami,* dont les sacs branchiaux sont au nombre de six paires comme chez la myxine glutineuse, mais débouchent à l'extérieur chacun par un orifice.

Les plus gros Myxinoïdes appartiennent au genre *Bdellostoma* et sont distribués dans les deux hémisphères, dans l'océan Pacifique et l'océan Atlantique. Leurs sacs branchiaux sont en nombre variable selon les espèces (de cinq à quinze par côté), chacun d'entre eux débouchant toujours à l'extérieur par un orifice particulier.

◀ ***Page ci-contre, en haut, représentation schématique en coupe longitudinale médiane de la région céphalique et branchiale d'un Cyclostome, la lamproie marine*** **(Petromyzon marinus)*****; na, narine impaire; cn, capsule nasale; en, encéphale; sh, sac hypophysaire; me, moelle épinière; ad, aorte dorsale; œs, œsophage; cd, corde dorsale; ve, ventricule; sv, sinus veineux; pe, péricarde; ov, ovaire; in, intestin; fe, foie; or, oreillette; ta, tronc artériel; av, aorte ventrale; ob, ouvertures branchiales; la, langue; de, dents cornées.***

BIBLIOGRAPHIE

BERG L.S., *A Review of the Lampreys of the Northern Hemisphere. Ann. Mus. Zool.*, Leningrad, col. 32, (1), 1931. *Classification of the Fishes. Trav. Hist. Zool. Acad. des Sc. d'U.R.S.S.*, vol. 5, 1940. - BIGELOW H.B. et SCHROEDER W.C., *Cyclostomes, Fishes N.W. Atl,* New Haven, 1, 1948. - BRODAL A., FÄNGE R., *Biology of Myxine,* Oslo, 1963. - COTRONEI G., *Sulla sistematica biologica dei Petromizonti, Atti Accad. Lincei,* vol. 5, Rome, 1927. - GRASSÉ P.P., *Traité de zoologie,* t. XIII, Masson, Paris, 1958. - HOLLY M., *Cyclostomata, Das Tierreich,* vol. 59, 1933. - HUBBS C.L., *Cyclostomata, Encyclopedia Britanica,* 1947. - MOY THOMAS J.A., *Palaeozoic Fishes,* Londres, 1939. - TORTONESE E., *Leptocardii, Cyclostomata Selachii,* Bologne, 1956.



A. Margiocco

▲ *Les Poissons sont des Vertébrés pourvus de mâchoire, de deux narines et de nageoires, et respirant essentiellement à l'aide de branchies; ici, un groupe de Poissons abyssaux* **Vinciguerria attenuata.**

• POISSONS

Le nom de Poissons *(Pisces)* est appliqué par les zoologistes modernes à la super-classe qui comprend tous les Vertébrés poïkilothermes vivant dans l'eau, respirant essentiellement à l'aide de branchies, et généralement pourvus de nageoires. Ces Animaux diffèrent des Agnathes ou Cyclostomes, en ce qu'ils sont pourvus de mâchoires (Gnathostomes), de deux narines, et de membres constituant les nageoires paires.

Du point de vue systématique, les Poissons sont répartis en différentes classes, dont certaines sont actuellement éteintes. Ces classes sont caractérisées par des particularités morphologiques, anatomiques, physiologiques, etc.

Organisation générale

Dans la très grande majorité des cas, les Poissons ont une forme hautement hydrodynamique. En effet, leur corps est généralement fuselé, plus épais en avant qu'en arrière. La tête, en général à peu près conique, est directement insérée sur le tronc et n'est pas mobile. La forme en fuseau doit permettre le minimum de dépense d'énergie dans les déplacements. Toutefois, il s'agit là d'une forme typique dont les Poissons peuvent différer notablement par suite de modalités écologiques et éthologiques : ainsi, ils peuvent être serpentiformes (anguilles), rubaniformes (régalec), discoïdaux (poissons-lune), globuleux (Tétraodontidés), en forme de boîtes (Ostracionidés), comprimés (Pleuronectiformes), ou déprimés (Lophiiphormes et Rajiformes), etc.

Les différentes parties du corps des Poissons varient beaucoup d'un groupe à l'autre dans leurs proportions et leur forme, et peuvent même différer à l'intérieur de la même unité systématique, selon les sexes et les populations, ainsi qu'en fonction du temps, de l'âge, de l'état sexuel, etc. Le requin-marteau a une tête élargie en deux lobes céphaliques latéraux; chez l'espadon, la tête se prolonge par un rostre en forme d'épée, et chez les poissons-flûtes, elle forme un museau à peu près tubulaire.

La partie postérieure de la queue se rétrécit de façon typique en un pédoncule plus ou moins nettement délimité et parfois très fin; le plus souvent, il porte une nageoire caudale de formes et de dimensions variées. Les nageoires, supportées par des rayons épineux ou par des rayons mous, ou encore par les deux, sont parfois simplement adipeuses. Les rayons peuvent être séparés ou réunis par une membrane. Il arrive que certaines nageoires fusionnent avec le tronc de telle manière qu'à première vue, on ne les en distingue plus; c'est le cas des nageoires pectorales des raies.

La bouche peut s'ouvrir sur le haut, être terminale (c'est le cas le plus commun), ou encore ventrale (infère). Sur les côtés de la tête et en arrière, se trouvent les ouvertures branchiales, une seule paire chez les Téléostéens, de cinq à sept paires chez les Sélaciens.

L'anus ou le cloaque, qui peuvent être situés parfois très en avant, marquent la limite entre le tronc et la queue.

Squelette

Le squelette a une importance fondamentale pour la classification. En fonction de la nature de ce squelette, on a divisé la super-classe des Poissons en deux classes; les Poissons osseux ou Ostéichthyens, et les Poissons cartilagineux ou Chondrichthyens.

Le squelette interne (ou endosquelette) des Ostéichthyens-Téléostéens est toujours, au moins partiellement, ossifié; on y observe des éléments squelettiques provenant de cartilages (os de substitution) et des os cutanés ou membraneux, ou encore de revêtement, qui proviennent directement du tissu conjonctif.

Le squelette interne des Chondrichthyens est au contraire cartilagineux, bien qu'il puisse être plus ou moins profondément calcifié.

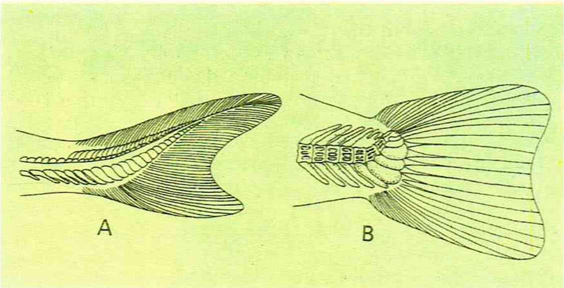
La corde dorsale (cordon cellulaire axial recouvert par une gaine fibreuse, elle-même limitée par une gaine élastique externe) constitue au cours du développement la première formation squelettique autour de laquelle se forment à partir du mésenchyme, selon une disposition métamérique, les corps vertébraux, ou quand ils manquent (Holocéphales), des arcs vertébraux. Chez les Sélaciens, la notocorde est persistante.

Typiquement, la vertèbre est constituée par un corps vertébral, une paire d'arcs vertébraux dorsaux (ou neuraux) et une paire d'arcs vertébraux ventraux (ou hémaux).

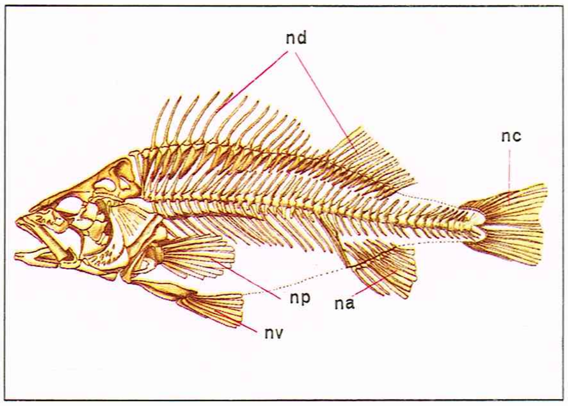
On distingue dans la colonne vertébrale deux parties fondamentales, qui correspondent aux deux régions successives abdominale ou antérieure, et caudale ou postérieure. Il n'y a pas, au sens propre, de région thoracique.

La colonne vertébrale, chez les Poissons osseux adultes, se termine le plus souvent en arrière par l'urostyle, petit os provenant de la fusion des dernières vertèbres et relevé en direction dorsale; les processus ventraux des vertèbres qui le précèdent constituent les vertèbres hypurales, disposées en éventail vers le bas et soutenant la plupart des rayons caudaux. Ces derniers sont presque tous insérés sur la partie ventrale de la colonne vertébrale;

▼ ***En haut, exemples de nageoire caudale de Poissons : A, hétérocerque, chez un esturgeon; B, homocerque, chez un saumon. En bas, squelette d'un Poisson osseux*** **(Perca sp.)** ***: nd, nageoires dorsales; nc, nageoire caudale; na, nageoire anale; np, nageoire pectorale; nv, nageoire pelvienne.***



I.G.D.A.



I.G.D.A.

SUPER-CLASSE des POISSONS

Classe des Acanthodiens *

Classe des Placodermes *

Classe des Chondrichthyens

□ *Sous-classe des Selachii*
- — Super-ordre des Protoselachii *
- — Super-ordre des Euselachii
  - ○ *Ordre des Pleurotremata*
  - ○ *Ordre des Hypotremata*

□ *Sous-classe des Bradyodonti*
- — Super-ordre des Eubradyodonti *
- — Super-ordre des Holocephali
  - ○ *Ordre des Chimériformes*

Classe des Ostéichthyens

□ *Sous-classe des Actinoptérygiens*
- — Super-ordre des Chondrostei
  - ○ *Ordre des Acipensériformes*
- — Super-ordre des Holostei
  - ○ *Ordre des Amiiformes*
  - ○ *Ordre des Lépidostéiformes*
- — Super-ordre des Halecostomi *
- — Super-ordre des Teleostomi
  - ○ *Ordre des Clupéiformes*
  - ○ *Ordre des Scopéliformes*
  - ○ *Ordre des Saccopharyngiformes*
  - ○ *Ordre des Cypriniformes*
  - ○ *Ordre des Siluriformes*
  - ○ *Ordre des Anguilliformes*
  - ○ *Ordre des Béloniformes*
  - ○ *Ordre des Cyprinodontiformes*
  - ○ *Ordre des Syngnathiformes*
  - ○ *Ordre des Gadiformes*
  - ○ *Ordre des Macrouriformes*
  - ○ *Ordre des Lampridiformes*
  - ○ *Ordre des Béryciformes*
  - ○ *Ordre des Zéiformes*
  - ○ *Ordre des Perciformes*
  - ○ *Ordre des Gastérostéiformes*
  - ○ *Ordre des Pleuronectiformes*
  - ○ *Ordre des Tétraodontiformes*
  - ○ *Ordre des Échénéiformes*
  - ○ *Ordre des Gobiésociformes*
  - ○ *Ordre des Batrachoïdiformes*
  - ○ *Ordre des Lophiiformes*
  - ○ *Ordre des Mastacembéliformes*

□ *Sous-classe des Brachioptérygiens*
  - ○ *Ordre des Polyptériformes*

□ *Sous-classe des Dipneustes*
- — Super-ordre des Ceratodi
  - ○ *Ordre des Cératodiformes*
- — Super-ordre des Dipteri *

□ *Sous-classe des Crossoptérygiens*
- — Super-ordre des Rhipidisti *
- — Super-ordre des Actinisti
  - ○ *Ordre des Cœlacanthiformes*

* *Groupes fossiles*



▲ *Coupe d'une écaille placoïde (× 200 × 2).*

G. Relini

si la nageoire caudale, bien qu'anatomiquement asymétrique, semble symétrique extérieurement, elle est dite homocerque. D'autres dispositions anatomiques peuvent entraîner une caudale à lobes dissymétriques — épicerque, hypocerque — ou une symétrie due à une disposition régulière des rayons si la portion caudale de la colonne vertébrale reste droite : caudale diphycerque, etc.

Le squelette de la tête, ou crâne (chondrocrâne des Chondrichthyens, et ostéocrâne des Ostéichthyens), se divise typiquement en une boîte crânienne (neurocrâne) et un crâne viscéral (splanchnocrâne). Le neurocrâne est la partie dorsale, qui forme une sorte d'enveloppe protectrice pour l'encéphale et les principaux organes des sens; il est relié postérieurement à la colonne vertébrale. Le splanchnocrâne est situé ventralement par rapport au neurocrâne. Il est formé d'arcs successifs, les arcs viscéraux, à structure essentiellement métamérique; il reflète la métamérie primitive de la tête, qui n'est guère évidente dans le neurocrâne.

Le neurocrâne des Poissons cartilagineux est une capsule cartilagineuse sans sutures, alors que, chez les Poissons osseux, il est constitué d'os d'origines diverses dont le nombre, variable selon les groupes, est toujours important.

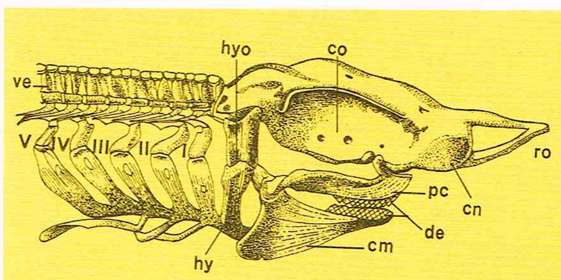
Le splanchnocrâne des Poissons cartilagineux présente, de l'avant vers l'arrière, les arcs viscéraux suivants : un arc mandibulaire, un arc hyoïde, de cinq à sept arcs branchiaux. La partie dorsale de l'arc mandibulaire est constituée par deux os palato-carrés (ou ptérygo-carrés), un de chaque côté, reliés entre eux à l'avant par une symphyse médiane; la partie ventrale de cet arc comporte les deux cartilages de Meckel, symétriques et réunis par une symphyse médiane antérieure. Chez les Sélaciens, les os palato-carrés peuvent être reliés au neurocrâne par l'intermédiaire de l'os hyomandibulaire (suspension hyostylique) ou bien à la fois directement et grâce à l'os hyomandibulaire (suspension amphistylique). Enfin, chacun des cinq à sept arcs branchiaux est constitué par deux éléments squelettiques cartilagineux et porte des rayons soutenant les cloisons branchiales. Chez les Holocéphales, les os palato-carrés sont soudés au neurocrâne (suspension autostylique).

Le splanchnocrâne des Poissons osseux est formé, le plus souvent, pour les deux parties dorsales (droite et gauche) de l'arc mandibulaire, par : l'os carré, le palatin, l'ectoptérygoïde, l'endoptérygoïde et le métaptérygoïde. La partie externe de la mâchoire supérieure est constituée par des os pairs d'origine membraneuse, le prémaxillaire et le maxillaire. Les prémaxillaires sont souvent mobiles, en sorte que la bouche est plus ou moins protractile; les maxillaires peuvent manquer de dents. La mandibule, de chaque côté, est presque toujours formée par un os dentaire et par un os articulaire; ce dernier est relié au carré, pièce provenant de la partie postérieure du palato-carré. Le carré est articulé au symplectique, et celui-ci sur l'hyomandibulaire, lequel est formé par la partie supérieure de l'arc viscéral hyoïde. C'est seulement chez certaines formes inférieures que les os mandibulaires sont plus nombreux.

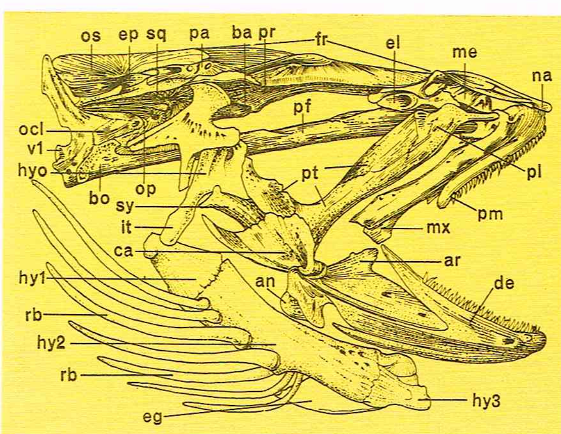
Les cinq arcs branchiaux sont constitués par divers os branchiaux et ventralement par les basi-branchiaux; les pharyngo-branchiaux portent parfois des dents. Des appendices, nommés branchiospines, ou branchicténies, dont le nombre et la forme varient beaucoup d'une espèce à l'autre, et même d'un individu à l'autre et selon l'âge, se trouvent à la partie interne des arcs branchiaux. C'est souvent un excellent caractère systématique.

Le squelette des nageoires paires est constitué, chez les Poissons cartilagineux, d'une ceinture pectorale, ou scapulaire, et d'une ceinture pelvienne. La ceinture scapulaire se compose d'un arc par côté, séparé du crâne ainsi que, presque toujours, de la colonne vertébrale; cet arc est fait de deux parties distinctes : scapu-

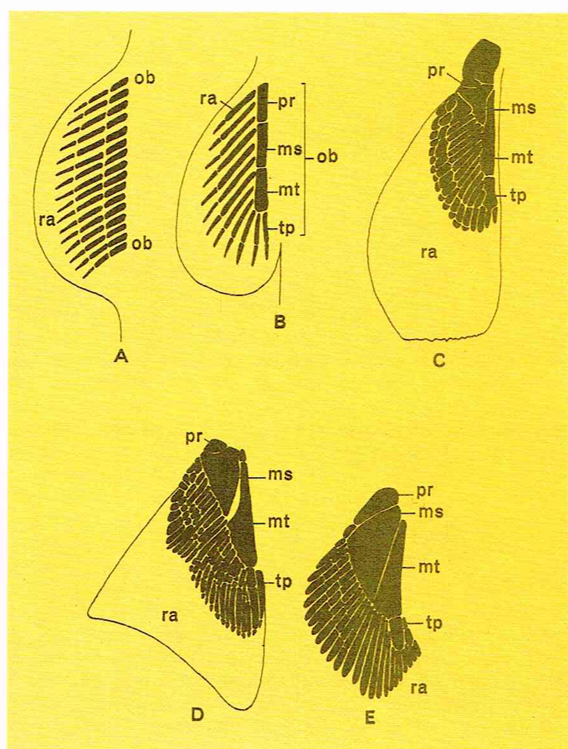
▶ *A gauche, en haut, squelette de la partie antérieure d'un Sélacien* (*Mustelus sp.*) *: ve, vertèbres; hyo, hyomandibulaire; co, capsule optique (orbite); ro, rostre ou museau; cn, capsule nasale; pc, palato-carré; de, dents; cm, cartilage de Meckel; hy, hyoïde; I à V, arcs branchiaux. En bas, squelette de la tête d'un Poisson osseux (à l'exclusion des parties operculaires); os, os occipital supérieur; ep, épiotique; sq, squamosal; pa, pariétal; ba, basisphénoïde; pr, prootique; fr, frontal; el, ethmoïde latéral; me, mésethmoïde; na, nasal; pl, palatin; pm, prémaxillaire; mx, maxillaire; ar, articulaire; de, dentaire; hy 1, hy 2, hy 3, parties de l'hyoïde; eg, entoglosse; rb, rayons branchiostèges; ca, carré; it, interhyal; sy, symplectique; op, opisthotique; bo, basi-occipital; hyo, hyomandibulaire; v 1, première vertèbre; ocl, occipital latéral; pf, parasphénoïde; pt, ptérygoïde; an, angulaire.*



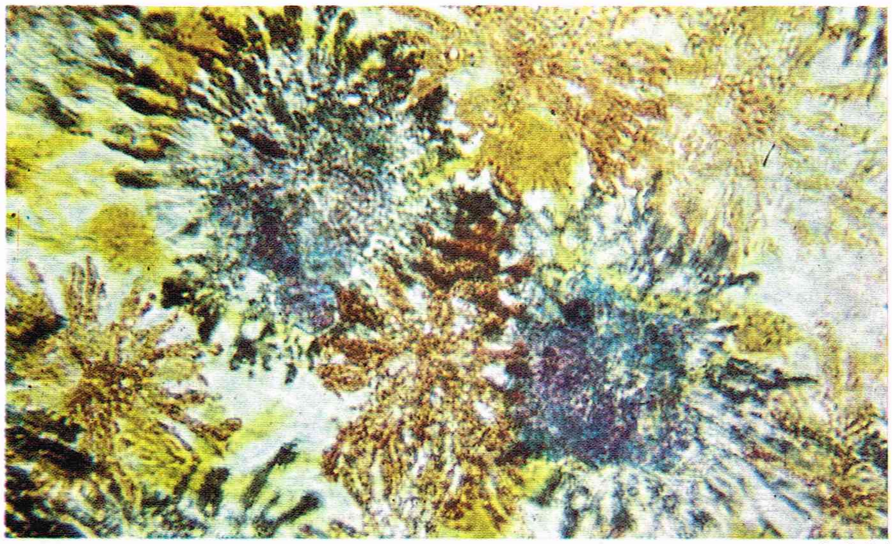
I.G.D.A.



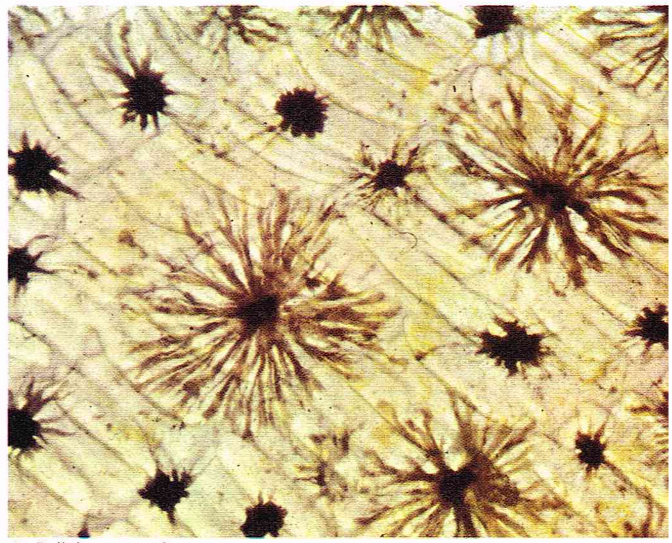
I.G.D.A.



I.G.D.A.



G. Relini



G. Relini

▲ *A gauche, chromatophores du tégument d'un Poisson* (Crenilabrus quinquemaculatus) *vus au microscope (× 700 × 3). A droite, mélanophores de la peau d'une morue (× 200 × 3).*

laire ou dorsale, et coracoïdienne ou ventrale. La ceinture pelvienne des Poissons cartilagineux est petite, séparée du reste du squelette, et constituée d'un arc par côté, formé par un iléon (dorsal) et par un ischio-pubien (ventral). La nageoire pectorale, chez les Poissons cartilagineux, présente toujours à la base trois éléments squelettiques cartilagineux, le pro-ptérygium, le méso-ptérygium et le méta-ptérygium, sur lequel sont implantés les ptérygophores, cartilagineux, qui soutiennent les cératotriches, cartilagineux eux aussi. La nageoire ventrale a un seul basi-ptérygium et, parfois aussi, un pro-ptérygium.

Chez les Poissons osseux, la ceinture pectorale est formée par quelques pièces, le plus souvent osseuses, mais parfois cartilagineuses, formant un arc de chaque côté ordinairement articulé avec le crâne. Les Poissons osseux ne possèdent pas de véritable ceinture pelvienne, et la nageoire s'appuie sur une pièce squelettique considérée comme l'homologue du basi-ptérygium, non réunie à la colonne vertébrale. La position des nageoires ventrales, chez les Poissons osseux, peut être abdominale (truite), thoracique (thon), jugulaire (colin), ou bien intermédiaire (par exemple, subthoracique chez l'épinoche) ; dans certains cas, la pièce squelettique de soutien de chacune des nageoires ventrales est reliée directement ou par l'intermédiaire de ligaments à la ceinture pectorale.

Téguments

L'épiderme, stratifié, contient presque toujours des cellules mucipares et, moins fréquemment, des cellules glandulaires en massue ainsi que des cellules séreuses.

Les productions cutanées sont très variées. Les éléments cornés sont assez rares; des tubercules cornés ou organes perliformes, arrondis, apparaissent chez les mâles de certaines espèces de Cyprinidés durant la période de reproduction.

Les productions cutanées osseuses sont très communes, et leur structure, qui varie généralement selon les groupes, reste constante à l'intérieur du même groupe ou de la même forme; elle peut constituer un important caractère de classification.

Les écailles placoïdes des Sélaciens, type primitif de production à base de dentine, se forment à la limite de l'épiderme et du derme, et consistent en une plaque basale, de laquelle s'élèvent une ou plusieurs petites dents perforant l'épiderme. L'extrémité de ces dents est recouverte par un émail (d'origine ectodermique) et est généralement courbée en arrière, en sorte que le tégument est particulièrement rugueux dans le sens postéro-antérieur.

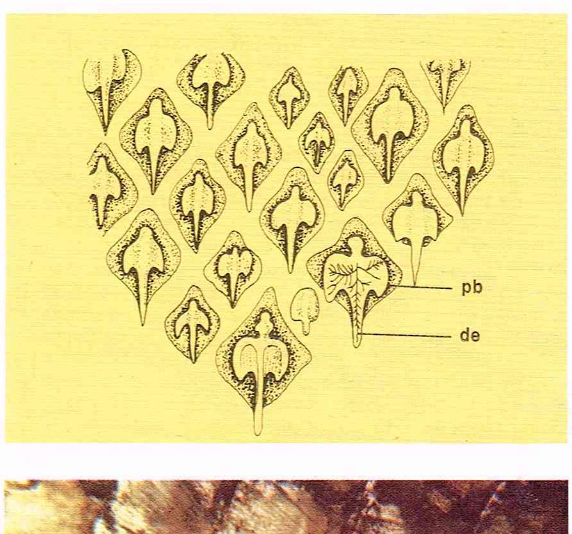
Il existe un type particulier d'écailles chez certains groupes (Polyptériformes, Lépidostéiformes) : il s'agit des *écailles ganoïdes,* productions plates de forme losangique, recouvertes d'une couche luisante, et de ganoïne (substance semblable à l'émail, mais d'origine mésodermique).

Les écailles dites *cosmoïdes,* d'un type plus primitif, appartiennent à divers groupes fossiles. Elles sont formées d'un revêtement externe semblable à de l'émail couvrant trois couches superposées : une externe constituée de cosmine, une couche médiane d'os spongieux et une couche interne d'isopédine. Les écailles du cœlacanthe sont cosmoïdes.

Chez une grande partie des Poissons osseux, les écailles sont typiquement des lames de tissu *ostéoïde;* elles prennent naissance dans l'épaisseur du derme et sont disposées en lignes obliques; au cours du développement, elles arrivent à s'imbriquer entre elles et à faire saillie à la surface du tégument, chacune étant logée dans sa propre cavité. Morphologiquement, elles sont de deux types : on les dit *cycloïdes* quand le bord postérieur est lisse, et *cténoïdes* quand ce bord est dentelé. Sur les écailles apparaissent des stries de croissance, qui permettent parfois de déterminer l'âge de l'individu.

Chez divers groupes, il existe des plaques osseuses cutanées plus ou moins étendues, pouvant constituer une sorte de squelette dermique; c'est le cas chez les Acipensériformes, alors que chez les torpilles et les congres, la peau est nue, c'est-à-dire totalement dépourvue de productions cutanées. Les Poissons osseux, en particulier les Lophiiformes et les Syngnathiformes, présentent fréquemment des appendices cutanés.

◀ *Page ci-contre, à droite, représentation schématique de la théorie de la formation des nageoires paires : A, stade primitif hypothétique; B, stade ultérieur, avec les os basilaires soudés en un axe; C, nageoire d'un Sélacien bathyphile primitif* (Chlamydoselachus) *; D, nageoire d'un Sélacien primitif chez qui les os basilaires forment déjà un éventail; E, nageoire typique d'un Sélacien, chez qui les trois os basilaires sont en éventail : ms, mésoptérygium; mt, métaptérygium; ob, os basilaires; pr, proptérygium; ra, rayons; tp, téloptérygium.*



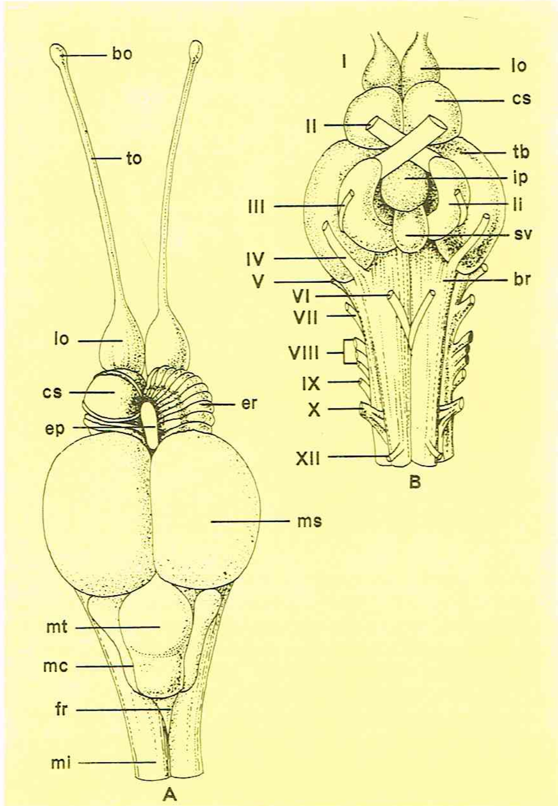
I.G.D.A.



G. Caprotti

◀ *En haut, représentation schématique des écailles placoïdes, vues de l'extérieur, chez un* Scyliorhinus, *ou roussette : pb, plaque basale; de, denticule. En bas, exemple d'écailles cycloïdes (chevaine).*

▶ *Structure de l'encéphale chez les Poissons osseux; A, vue dorsale : bo, bulbe olfactif; to, tractus olfactif; lo, lobe olfactif; cs, corps strié; ep, épiphyse; hc, hémisphères cérébraux; ms, mésencéphale; mt, métencéphale ou cervelet; mc, myélencéphale ou bulbe rachidien; fr, fosse rhomboïdale; me, moelle épinière; B, en vue ventrale : tb, tubercules bijumeaux; hy, hypophyse; li, lobes inférieurs; sv, sac vasculaire; br, bulbe rachidien; I à XII, nerfs crâniens.*



I.G.D.A.

▶ *Page ci-contre, en bas, représentation schématique des viscères d'un Poisson osseux* (Leuciscus sp.) : *pn, pronéphros; mn, mésonéphros; cp, canal pneumatique; vn, vessie natatoire; vu, vessie urinaire; an, anus; od, oviducte; ov, ovaire; in, intestin; vb, vésicule biliaire; fe, foie; cœ, cœur; br, branchies.*

Chez de nombreuses espèces, osseuses et plus rarement cartilagineuses (Squalidés de différents genres), le tégument est pourvu d'organes lumineux ou photophores, de nature glandulaire, qui produisent une luminescence soit spontanément, soit à la suite de stimulations.

Les pigments du derme jouent un rôle biologique important; ils sont contenus dans des cellules chromatophores. Ces dernières sont appelées mélanocytes quand elles ont un pigment noir ou mélanine, xanthocytes quand le pigment est jaune, etc. La coloration des Poissons provient non seulement des pigments, mais aussi, fréquemment, de phénomènes physiques de réflexion et d'interférence (iridescence); ainsi, les couleurs vertes et bleues ne sont pas dues habituellement à des pigments, mais proviennent normalement de phénomènes d'interférence sur des iridocytes.

Système musculaire

Pour l'essentiel de ses structures, la musculature des Poissons rappelle beaucoup celle des Céphalocordés et des Cyclostomes par l'existence, de chaque côté du tronc et de la queue, d'une série de segments musculaires ou myotomes. Les muscles des mâchoires dérivent de la plaque latérale du mésoderme. On trouve dans la tête, en position dorsale par rapport à la région branchiale, la musculature épibranchiale, et en position ventrale, la musculature hypobranchiale.

Une cloison longitudinale et horizontale de tissu conjonctif divise la musculature du tronc et de la queue en deux parties : l'une dorsale (muscles épiaxiaux) et l'autre ventrale (muscles hypoaxiaux); quand on enlève le tégument, on voit très bien la succession régulière des myomères.

Les nageoires possèdent des muscles érecteurs et dépresseurs, à la formation desquels coopèrent plusieurs myomères, en fonction du nombre des rayons des nageoires.

Système nerveux central

L'encéphale est typiquement constitué par cinq parties : télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myélencéphale.

Chez les Poissons cartilagineux, les lobes et les bulbes olfactifs sont très développés; le cervelet, très gros également, couvre en grande partie les lobes optiques. Chez les Poissons osseux, par contre, les lobes olfactifs sont réduits, alors que les lobes optiques ainsi que les ganglions basaux (corps striés) sont développés. Chez de nombreuses formes des profondeurs, le sac vasculaire, diverticule du diencéphale, est particulièrement développé; situé ventralement près de l'hypophyse, il contient des cellules sensorielles et des cellules sécrétrices (organe infundibulaire). Les nerfs crâniens sont au nombre de dix. La moelle épinière s'étend le plus souvent jusqu'à l'extrémité de la queue. Les nerfs spinaux sont formés par des racines dorsales et ventrales, et constituent des plexus correspondant aux nageoires paires.

Organes des sens

L'épiderme contient de nombreux organes des sens, comme les terminaisons nerveuses libres, les papilles et les calices sensitifs.

L'organe dit de la *ligne latérale* ou *système latéral*, très important, est un ensemble de canaux, essentiellement longitudinaux, remplis de mucus; ce sont rarement de simples sillons cutanés (comme chez *Chlamidoselachus anguineus*, un requin), mais généralement des tubes de petit diamètre. A fleur de peau, les canaux communiquent avec l'extérieur à certains intervalles, grâce à des tubules superficiels traversant les écailles (et parfois aussi les os cutanés de la tête).

Sur la tête, la ligne latérale se divise en nombreux éléments (supra-orbital, infra-orbital, mandibulaire, et occipital), innervés par différentes branches du nerf facial (septième paire crânienne). Les éléments céphaliques se réunissent postérieurement pour former un canal longitudinal, à mi-hauteur sur les flancs, dessinant une ligne généralement bien visible, le plus souvent unique et continue jusqu'à la base de la nageoire caudale; parfois, cette ligne est multiple.

La ligne latérale du tronc est innervée par une branche du nerf vague (dixième paire crânienne); elle peut être innervée aussi par une branche du nerf glosso-pharyngien (neuvième paire crânienne) sur une brève portion.

Le système latéral est relié au labyrinthe de l'oreille interne et sert probablement de récepteur des vibrations et de la pression de l'eau; mais on ne connaît pas bien sa fonction réelle.

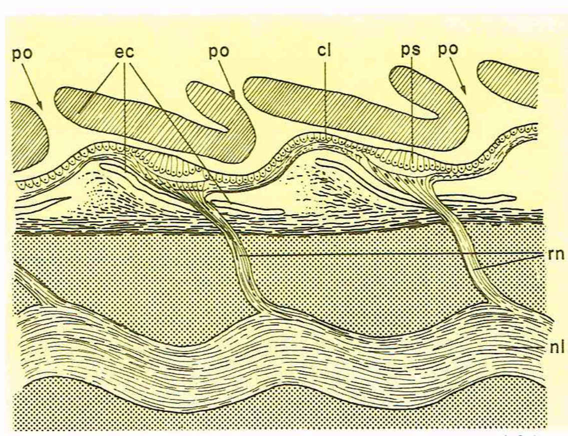
Il existe d'autres organes, les *vésicules de Savi* et les *ampoules de Lorenzini*, chez les Sélaciens, ou les *corps cyathiformes* des Gobiidés, importants du point de vue taxonomique.

L'organe auditif et l'organe de l'équilibre ont une origine commune avec la ligne latérale; localisés dans l'oreille interne (il n'y a pas d'oreilles moyenne et externe), ils sont constitués par le labyrinthe avec la saccule et ses replis, l'utricule, et les trois canaux semi-circulaires avec les ampoules. La fonction principale du labyrinthe est de permettre l'orientation et l'équilibre.

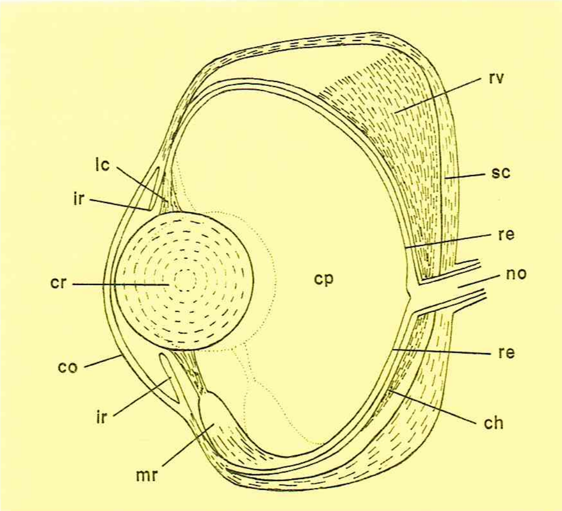
La vessie natatoire, ou vessie gazeuse, est un organe hydrostatique présent seulement chez les Poissons osseux (mais pas dans tous les groupes); elle peut s'étendre jusqu'au labyrinthe, et peut même lui être reliée par les osselets de Weber (ostariophyses), parties modifiées des quatre premières vertèbres.

L'organe olfactif est logé dans les fosses nasales qui ne communiquent presque jamais avec la cavité buccale.

▶ *Coupe longitudinale, au niveau de la ligne latérale, d'un Poisson* (Amia calva, *ou amie*) : *po, pores en communication avec l'extérieur; ec, écailles; cl, canal de la ligne latérale; ps, plaque sensitive; rn, rameaux du nerf latéral allant aux plaques sensitives; nl, nerf latéral.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.

L'organe du goût est représenté par des papilles gustatives qui parsèment la bouche, le pharynx, l'œsophage et souvent les barbillons (quand ils existent), ainsi que différentes zones du tégument du museau et des côtés de la tête.

Les yeux des Poissons, dont la vision est monoculaire, sont le plus souvent latéraux, mais peuvent être situés dorsalement et, chez les adultes de certains groupes (Pleuronectiformes ou Poissons plats), se trouver tous les deux d'un seul côté. Le plus souvent, la courbure de la cornée est faible. La sclérotique est cartilagineuse, parfois plus ou moins ossifiée, et porte fréquemment une couche interne réfléchissante, riche en cristaux de guanine. Le cristallin est sphérique, très gros et indéformable lors des stimuli normaux. La rétine renferme surtout des bâtonnets; il peut ne pas y avoir de cônes comme chez certaines formes des profondeurs. Diverses espèces de Poissons osseux cavernicoles ou marins abyssaux ont des yeux atrophiés ou même totalement absents.

Appareil digestif

L'appareil digestif est constitué typiquement par un intestin antérieur (bouche, pharynx, œsophage, estomac), un intestin moyen avec des glandes annexes (foie, pancréas) et un intestin terminal.

La bouche, le pharynx et l'œsophage sont revêtus d'un épithélium stratifié, semblable à celui de l'épiderme. La langue n'est pas musculeuse; il n'existe pas à proprement parler de glandes salivaires; certaines espèces possèdent des glandes orales venimeuses.

Les dents sont dépourvues de véritables racines. Chez les Poissons cartilagineux, elles sont implantées dans les os palato-carrés et dans les cartilages de Meckel; chez certains groupes, il en existe plusieurs rangées, dont certaines sont fonctionnelles et d'autres, de remplacement, sont progressivement renouvelées, ou bien, elles sont rapprochées de différente façon les unes des autres et forment des plaques dentaires, des plaques broyeuses, etc.

Chez les Poissons osseux, les dents peuvent manquer (chez certains Acipensériformes, Syngnathiformes, etc.), ou bien se trouver sur le vomer, les os palatins, le parasphénoïde, les ptérygoïdes, l'os hyoglosse, et les os pharyngiens. Leur nombre, leur forme et leur disposition varient selon les groupes, et, à l'intérieur d'un groupe, selon les espèces, d'où leur importance du point de vue systématique.

L'œsophage est le plus souvent court; l'estomac, tubulaire et en cul-de-sac, est pourvu de glandes fundiques et pyloriques, encore qu'un tel organe différencié, muni de glandes gastriques, manque chez certaines formes.

L'intestin moyen des Poissons cartilagineux et de certains Poissons osseux (Acipensériformes, Amiiformes, Lépidostéiformes, Polyptériformes et Dipneustes) présente un repli interne ou valvule spirale, qui en accroît la surface absorbante. En arrière du pylore, une grande partie des Poissons osseux présentent des appendices pyloriques, au nombre d'un seul jusqu'à plusieurs centaines, selon les groupes et les espèces, ou bien des invaginations en cul-de-sac qui servent essentiellement à l'absorption. Chez les Poissons cartilagineux et chez les Dipneustes, l'intestin terminal comprend une glande rectale.

Le foie, généralement volumineux, est chargé de graisse et pourvu d'une vésicule biliaire; chez certains groupes, il possède des lobules pancréatiques; chez d'autres, le pancréas constitue une glande distincte.

Appareil respiratoire

Chez les Sélaciens, les fentes branchiales sont généralement au nombre de cinq (six chez *Hexanchus* et *Chlamydoselachus*, et sept chez *Heptanchrias*); elles sont nettement séparées les unes des autres par des cloisons inter-branchiales, supportées par l'arc et recouvertes de lamelles branchiales. Les branchies sont irriguées chacune par une artère afférente et par deux artères efférentes.

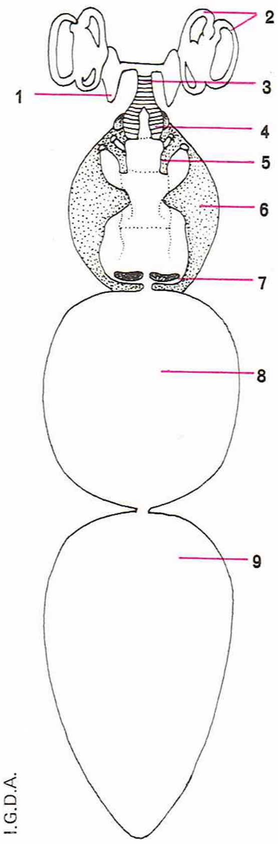
Il peut exister, sur le bord interne de l'arc branchial, des appendices, ou branchiospines, cartilagineux, servant parfois à filtrer et à retenir le plancton, comme chez le gigantesque requin pèlerin *Cetorhinus maximus*, espèce planctophage. Près de l'œil, on remarque le spiracle, orifice communiquant avec le pharynx, et sur la paroi duquel peut se trouver une branchie rudimentaire irriguée seulement par du sang artériel, et qui n'a par conséquent pas de fonction respiratoire.

Chez les Holocéphales, il n'existe pas de spiracle; quant aux arcs branchiaux, ils sont au nombre de cinq et le bord des lamelles reste libre, non soudé au tégument; les arcs sont logés dans une chambre branchiale, communiquant avec l'extérieur par une unique ouverture, protégée par un opercule cutané.

Chez les Poissons osseux, chaque arc branchial supporte les hémibranchies, libres dans la chambre branchiale, la cloison étant réduite ou absente, et des branchiospines variant en nombre et en forme selon les groupes. Les spiracles sont rarement présents.

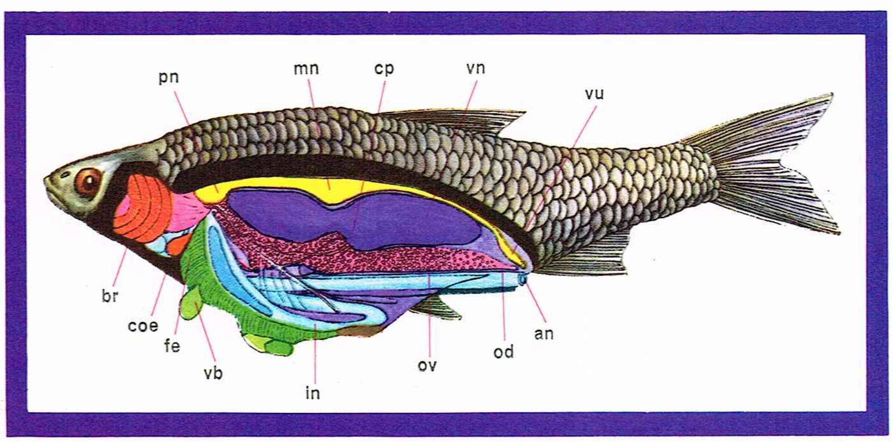
Certaines espèces peuvent utiliser l'oxygène atmosphérique à travers la surface de la chambre branchiale ou d'une autre cavité qui communique avec celle-ci, et qui contient un organe respiratoire, qualifié de suprabranchial ou labyrinthique, ou par le pharynx, le tégument, le tube digestif, etc., richement irrigués en vaisseaux capillaires.

La vessie natatoire, qui existe chez certains Poissons osseux, est un organe membraneux, diversement rempli d'oxygène, d'azote et d'anhydride carbonique, situé presque toujours en position dorsale par rapport au tube digestif. Dérivant d'une invagination dorsale (exceptionnellement ventrale) de la paroi de l'œsophage, elle peut rester en communication avec ce dernier par le canal pneumatique (dans ce cas, il peut y avoir aussi une déglutition directe de l'air atmosphérique) [Poissons physostomes] ou bien en être séparée (Poissons physoclystes). Il existe exceptionnellement aussi une communication directe avec le milieu extérieur. La paroi de cette vessie, fortement vascularisée, présente souvent des réseaux de capillaires, situés non pas entre des artères et des veines, mais entre deux artères (corps rouges), et des glandes (dites gazeuses).



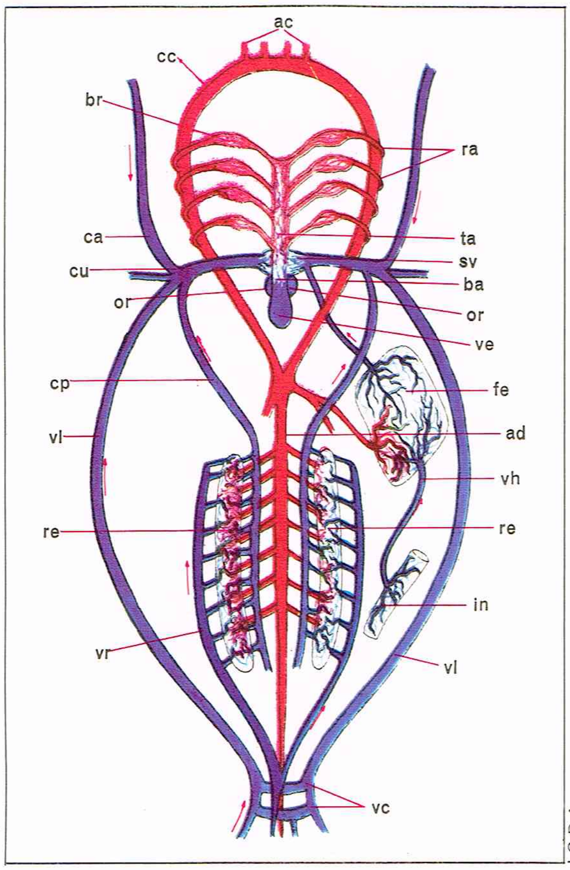
I.G.D.A.

◀▲ *A gauche, coupe de l'œil d'un brochet : cp, chambre postérieure; lc, ligament du cristallin; ir, iris; cr, cristallin; co, cornée; mr, muscle rétracteur du cristallin dont l'action est indiquée selon les pointillés; rv, réseau vasculaire, ou glande choroïdienne; sc, sclérotique; no, nerf optique; re, rétine; ch, choroïde; A droite, schéma des rapports entre la vessie natatoire, les osselets de Weber et le labyrinthe, chez les Poissons Cyprinides : 1, saccule; 2, canaux semi-circulaires; 3, sac endolymphatique; 4, étrier; 5, enclume; 6, marteau; 7, os suspenseur; 8, chambre antérieure; 9, chambre postérieure de la vessie.*



I.G.D.A.

▶ *Schéma du système circulatoire des Poissons : or, oreillettes; ve, ventricule; ba, bulbe aortique; ta, tronc aortique; ac, artères céphaliques; cc, circulation artérielle céphalique; br, capillaires branchiaux; ra, racines aortiques; ad, aorte dorsale; pour le système veineux : sv, sinus veineux; vc, veines caudales; vr, veine porte rénale; re, reins; in, intestin; vh, veine hépatique; fe, foie; ca, veine cardinale antérieure; cu, canal de Cuvier; cp, veine cardinale postérieure; vl, veine latérale (dans la paroi de corps).*



Appareil excréteur

On distingue deux types de reins, qui peuvent se faire suite au cours de l'ontogenèse : le pronéphros ou rein céphalique, et le mésonéphros ou corps de Wolff.

Le *pronéphros* est constitué d'une série de tubes urinifères, ouverts dans le cœlome par une ouverture infundibuliforme et ciliée, et débouchant dans un canal longitudinal, le canal de Wolff.

Le *mésonéphros* a essentiellement la même conformation que le pronéphros, mais ses tubes tendent à ne plus être métamériques; ils manquent souvent de néphrostome, et présentent parfois des glomérules de Malpighi.

Chez les Sélaciens, les pronéphros sont plus ou moins rudimentaires, et les reins fonctionnels sont des mésonéphros. Les reins définitifs des Actinoptérygiens sont généralement des mésonéphros, les pronéphros se transforment en organes lymphoïdes.

Appareil reproducteur

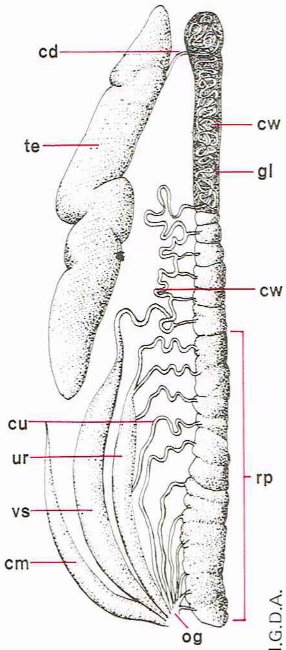
Chez les Sélaciens, l'atrophie de l'un des ovaires et de l'un des oviductes est assez fréquente. On appelle ces derniers les *canaux de Müller;* ils s'ouvrent dans le cœlome par un gros orifice proche des ovaires, et débouchent dans le cloaque. Chez certaines espèces, la partie médiane des canaux de Müller sert aussi d'utérus; dans les oviductes, de toute façon, les glandes nidamenteuses forment le revêtement d'albumine et la couche cornée de l'œuf chez les espèces ovipares, ou une fine capsule membraneuse chez les espèces qui ne pondent pas d'œufs dans le milieu extérieur. Dans le cloaque des mâles des Sélaciens, s'ouvre un seul orifice urogénital, en arrière de l'anus. Chez les femelles, il y a une ouverture urinaire et une ouverture génitale séparées.

Chez les Actinoptérygiens qui n'ont pas de cloaque, les uretères et les conduits génitaux débouchent séparément ou conjointement derrière l'anus. Les conduits génitaux peuvent manquer chez les femelles (Salmonidés) ou chez les deux sexes (Anguilliformes); dans ce cas, les produits sexuels tombent dans la cavité abdominale, d'où ils sont expulsés par des pores génitaux.

Généralement, les Poissons sont gonochoriques, mais on connaît de nombreux cas d'inversion sexuelle chez les Ostéichthyens (*Coris, Labrus, Cobitis,* etc.), où les individus qui produisent pendant une bonne partie de leur vie des gonades d'un seul sexe perdent à un certain stade de leur croissance les éléments germinaux du premier sexe, remplacés totalement par ceux de l'autre; il s'agit par conséquent de faux gonochoriques.

Chez certains Sparidés, on constate la coexistence, dans la même gonade, de territoires mâles et femelles, qui arrivent à maturité à peu près au même moment.

▼ *Schéma des organes génito-urinaires (partie droite) d'un Sélacien : cd, canal déférent; te, testicule; cw, canal de Wolff; gl, glande de Leydig; cu, canaux urinaires; ur, uretère; vs, vésicule séminale; cm, canal de Müller atrophié; og, orifice génito-urinaire; rp, rein postérieur.*



Les Cératodiformes ont également une respiration « pulmonaire »; leur poumon, qui est généralement une vessie gazeuse modifiée, débouche ventralement dans le pharynx, en arrière du dernier arc branchial; ses parois sont alvéolées et richement vascularisées; l'inspiration et l'expiration se font par la bouche. *Neoceratodus forsteri* a un poumon unique avec une seule veine pulmonaire; *Protopterus* et *Lepidosiren* en ont un divisé longitudinalement sur presque toute sa longueur en deux moitiés symétriques, possédant chacune une veine pulmonaire. Les Cératodiformes peuvent respirer hors de l'eau et, si le milieu est pauvre en oxygène dissous, ils montent à la surface pour respirer de l'air atmosphérique, complétant leur respiration branchiale par une respiration pulmonaire.

Appareil circulatoire

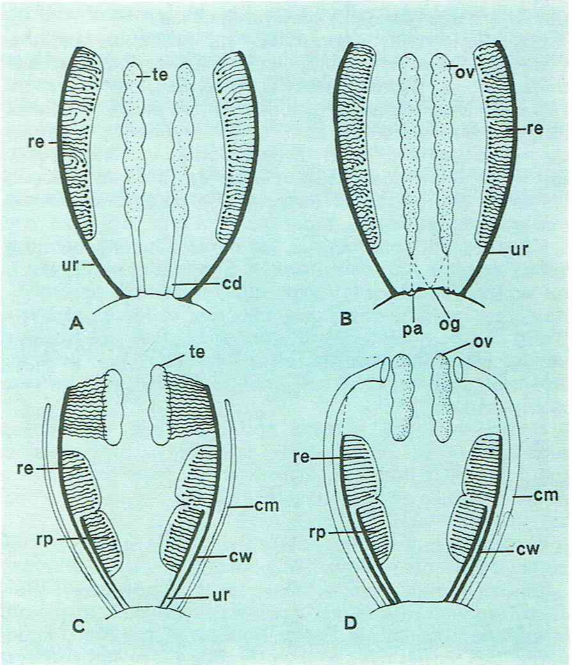
La circulation sanguine est généralement simple. Seuls les Cératodiformes ont une circulation double et incomplète en relation avec la respiration pulmonaire.

Chez les Sélaciens, le cœur comporte un sinus veineux, une oreillette, un ventricule, un cône artériel et un nombre variable de valvules; la cavité péricardique est en communication avec le cœlome par deux ouvertures. La concentration du sang est semblable ou même supérieure à celle de l'eau environnante, en raison de l'urée qu'il contient.

Chez les Holocéphales, le cœur est essentiellement constitué des mêmes parties, mais une ouverture unique fait communiquer la cavité péricardique avec le cœlome.

Le cœur des Actinoptérygiens est formé d'un sinus veineux, d'une oreillette, d'un ventricule, et parfois d'un cône artériel, plus rarement d'un bulbe situé au début de l'aorte ventrale, avec deux valvules; la concentration du sang est constante et indépendante de celle de l'eau environnante (homéo-osmotiques), et elle lui est supérieure chez les espèces dulçaquicoles et inférieure chez les espèces marines.

Le sang contient des hématies ovales, biconvexes, et pourvues d'un noyau. La circulation lymphatique est en rapport avec la circulation veineuse; il existe, dans la queue de certaines espèces ou de certains genres (anguille, silure, etc.), des cœurs lymphatiques qui pompent la lymphe dans la veine caudale.



Dans d'autres cas enfin, il y a un gonochorisme de fait qui dérive de l'hermaphrodisme potentiel, par suite du manque de développement et de la régression de l'une des deux zones des gonades.

Quelques Bothidés présentent un dimorphisme sexuel, marqué par des différences dans la taille ou dans certaines proportions du corps, plus rarement dans l'existence de caractères qualitatifs déterminés. Le dimorphisme est net chez les Sélaciens et les Holocéphales, par suite de la modification partielle chez les mâles des nageoires ventrales en ptérygopodes.

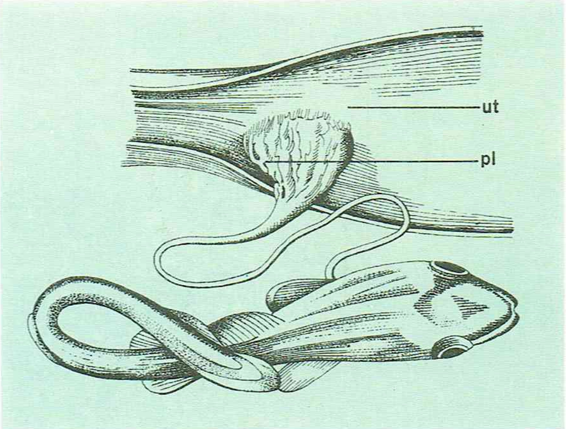
Reproduction

Certains Sélaciens peuvent être qualifiés de vivipares car ils présentent une sorte de placentation; d'autres sont ovovivipares, les embryons se nourrissant seulement du jaune de l'œuf; dans tous les cas, les embryons des Sélaciens se développent dans l'utérus, c'est-à-dire dans la partie médiane et dilatée des oviductes; chez les formes correspondantes des Actinoptérygiens, le développement embryonnaire se fait dans l'ovaire. Sélaciens et Actinoptérygiens sont en majeure partie ovipares. Chez les espèces d'Actinoptérygiens ovovivipares, les mâles possèdent des organes copulateurs ou gonopodes constitués par une modification de la nageoire anale ou de la papille génitale.

Pendant la période de reproduction, certains Poissons portent une livrée nuptiale (mâles de *Gasterosteus* ou des épinoches), d'autres, comme les *Labrus,* arborent pendant les amours des colorations particulières très changeantes; il arrive que les mâles se battent entre eux *(Betta* et *Labrus)*.

Généralement, les Poissons ovipares abandonnent leurs œufs dès la ponte effectuée; toutefois, certaines espèces en prennent soin, les surveillant, comme certaines espèces des genres *Gobius* et *Pholis,* ou en les logeant dans leur bouche *(Apogon, Galeichthys* et *Tilapia)* ou dans la cavité branchiale *(Amblyopsidae),* ou enfin dans une poche spéciale (mâles de Syngnathiformes); enfin, ces Poissons, tels les épinoches et quelques Labridés, peuvent fabriquer de véritables nids. Dans certains cas, les alevins se nourrissent de substances sécrétées par des cellules spéciales du tégument de leurs parents *(Symphysodon)*.

Les œufs des Sélaciens sont gros et riches en vitellus; ceux des espèces ovipares sont protégés par une coquille coriace de forme variable selon l'espèce et sont souvent dotés d'appendices filamenteux qui leur permettent de s'attacher au substrat; ils sont pondus en petit nombre. Ceux des espèces nettement vivipares sont seulement protégés dans l'utérus par une fine capsule membraneuse



I.G.D.A.

◀ ***Embryon d'émissole*** **(Mustelus sp.)** ***montrant le placenta (pl) relié à la paroi de l'utérus (ut).***

que certains chercheurs ont considérée comme un pseudo-amnios.

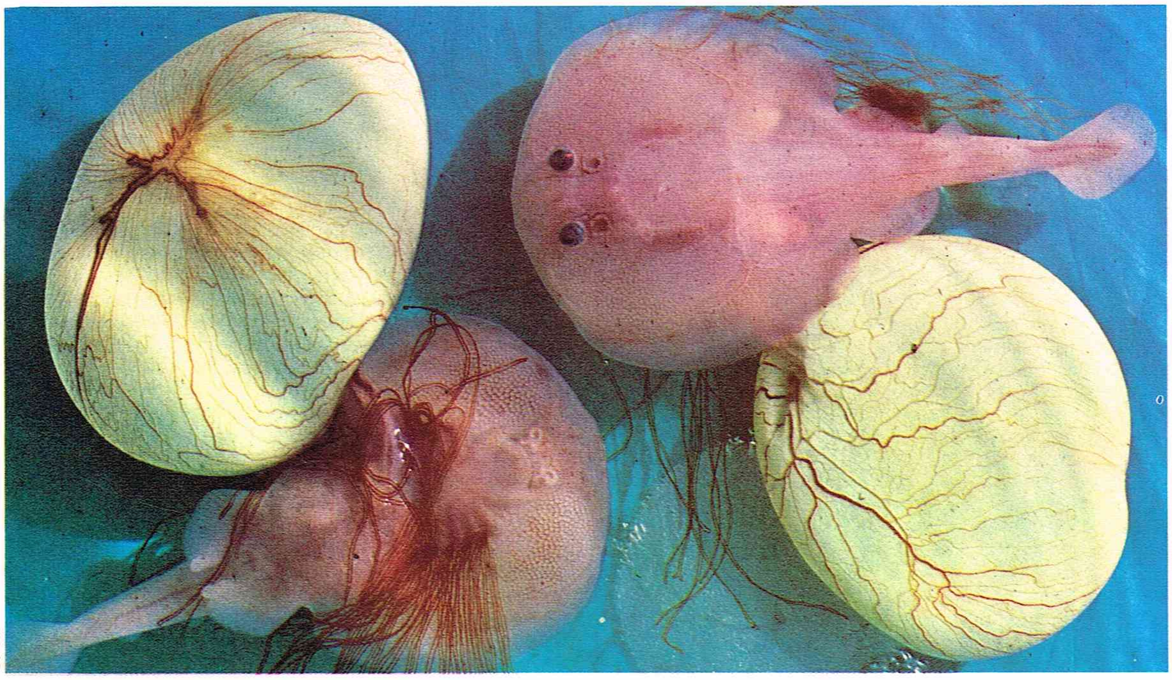
Chez les Actinoptérygiens ovipares et chez les Dipneustes, les œufs, généralement petits, sont produits en très grand nombre, parfois plusieurs millions par individu; il n'y a guère d'Actinoptérygiens qui ne soient pas ovipares, et bien peu entourent de soin leurs œufs après la fécondation. Les œufs des espèces ovipares sont rarement attachés au fond et, pour la plupart, flottent librement dans l'eau.

A la naissance, les Poissons cartilagineux sont morphologiquement semblables à leurs parents et prennent l'aspect complet de l'adulte à des stades plus ou moins précoces de leur vie embryonnaire.

De nombreux Poissons osseux, surtout les formes marines, éclosent à un stade plus ou moins avancé, pour passer ensuite par des stades larvaires et post-larvaires souvent très différents des adultes. Parmi les formes larvaires et post-larvaires, nombreuses sont celles qui sont planctoniques; les Poissons osseux sont dans leur majorité méroplanctoniques (planctoniques au cours d'une ou de plusieurs phases mais non dans la totalité du cycle vital).

Bien que ralentie, la croissance corporelle de la plupart des espèces continue après que la maturité sexuelle a été atteinte; c'est pour cela qu'on ne connaît pas de façon absolue la longueur totale et le poids maximal atteints par une grande partie des espèces de Poissons. Il est des formes qui ne vivent que quelques mois, par exemple pendant la saison des pluies dans les zones tropicales, alors que d'autres comme les carpes ont une grande longévité.

◀ ***Page ci-contre, à droite, schéma de l'appareil urogénital des Poissons; A, mâle de Téléostéen; B, saumon femelle; C, mâle de Sélacien; D, femelle de Sélacien; cd, canal déférent; cm, canal de Müller; cw, canal de Wolff (uretère et canal déférent); og, orifice génital; ov, ovaire; pa, pore abdominal; re, rein; rp, rein postérieur; te, testicule; ur, uretère.***



G. Relini

◀ ***Embryons de torpille*** **(Torpedo marmorata);** ***on voit les sacs vitellins et les filaments branchiaux.***



Grossa-Jacana

▲ **Amphiprion percula** ***appartient à la sous-famille des Amphiprioninés dont les représentants, aux livrées très colorées, vivent en symbiose avec certaines anémones de mer.***

Écologie

Les adaptations des espèces au milieu sont fort nombreuses : généralement, les Poissons nectoniques ont une forme fuselée, hydrodynamique ; les Poissons benthiques sont comprimés ou nettement déprimés, et leurs yeux, ainsi que les spiracles chez les Sélaciens, sont parfois portés par des appendices, ce qui leur permet de s'enfoncer dans le sable tout en continuant d'observer les environs et de respirer sans difficulté.

La coloration d'un Poisson pélagique est fréquemment bleu verdâtre dorsalement, et argenté clair ventralement ; il est ainsi moins visible, qu'on le regarde par-dessus ou par-dessous. Les Poissons côtiers possèdent souvent de vives couleurs, variables selon le fond où ils se trouvent : certaines formes, verdâtres sur les prairies sous-marines et sur les roches couvertes de végétation verte, sont rougeâtres ou brunes sur les fonds à coraux ou sur les écueils où se développent des Algues rouges ou brunes.

Divers facteurs écologiques non biologiques ont une grande importance ; la température de l'eau conditionne le métabolisme, la vitesse de la croissance, la reproduction, les migrations et les déplacements, etc. La teneur en oxygène dissous dans l'eau, la pression, la salinité, la densité, la composition physico-chimique, la concentration en ions hydrogènes (pH) de l'eau jouent aussi un grand rôle.

L'accumulation des observations sur les déplacements des Poissons a permis de prévoir, avec une certaine approximation, le cheminement des migrations de nombreuses espèces dont l'importance dans l'économie des pêches est considérable (harengs). Les Poissons migrateurs qui vivent en mer mais pénètrent dans les eaux douces pour se reproduire (Acipensériformes, certains Salmonidés, etc.) sont dits *anadromes ;* ceux qui vivent en eau douce, mais descendent se reproduire en mer, comme l'anguille, sont dits *catadromes ;* ils présentent des exemples très nets de migrations essentiellement reproductrices.

Action de l'homme sur la faune des Poissons

Dans les zones industrielles et surpeuplées, l'action de l'homme est nettement néfaste, par la pollution des eaux, la destruction des frayères, la construction de digues et de barrages, l'introduction d'espèces exotiques animales et végétales au sein de peuplements naturels locaux (entraînant des modifications des équilibres biologiques), la surexploitation des zones de pêche, etc.

Aujourd'hui, on cherche à combattre les nuisances humaines, par des mesures pratiques et des lois destinées à protéger la reproduction des Poissons et à faire croître leurs populations; en outre, on essaie de mettre au point des méthodes pour réduire la pollution des eaux.

Relations des Poissons avec les autres organismes

Le parasitisme, très important chez les Poissons, est le fait d'espèces de divers groupes zoologiques, comme les Protozoaires, les Plathelminthes, les Némathelminthes, les Annélides, les Crustacés, les Cyclostomes, etc. Beaucoup de ces parasites engendrent de véritables maladies. Temporaires ou permanents, ils s'attaquent à la peau (ectoparasites), aux branchies ou à l'intestin (endoparasites), provoquant souvent des toxicoses, des traumatismes, des inflammations et le dépérissement. Parfois, le parasite change deux fois d'hôte ou plus au cours de son cycle biologique. Les larves de certains Mollusques Bivalves (*Unio, Anodonta,* etc.) pénètrent parfois dans les cavités branchiales des Poissons en y causant des irritations.

On connaît aussi de nombreuses formes d'inquilinisme, par exemple celle des espèces du genre *Fierasfer* avec certains Holothurides.

Certains cas de commensalisme ne sont pas nets : ainsi le poisson-pilote *(Naucrates ductor)* et les rémoras, qui accompagnent les requins et les gros Poissons osseux, pour recueillir les restes de leur nourriture.

L'activité des poissons-nettoyeurs est également intéressante. Il s'agit généralement de petites espèces de Labridés sédentaires, qui dévorent les ectoparasites d'autres Poissons. En ce domaine, on peut citer aussi les relations entre certains Amphiprionidés et divers genres d'anémones de mer des régions tropicales; ces Cnidaires sont pourvus de cellules urticantes pouvant tuer les autres Poissons de petite taille : il semble que le mucus produit par les Amphiprionidés inhibe l'anémone qui n'utilise pas ses nématocystes contre eux.

Les Poissons sont essentiellement zoophages. Beaucoup sont holophages; ils complètent leur régime par des Algues ou des plantes aquatiques, ou encore par des fruits tombés dans l'eau. Il y a peu d'espèces uniquement phytophages, qu'elles soient planctophages ou benthophages; d'autres sont détritivores.

Certaines espèces adultes, et les formes larvaires de nombreuses autres, sont holoplanctophages. Les espèces des profondeurs sont essentiellement zoophages ou détritivores, et souvent, dans le premier cas, elles peuvent engloutir d'un seul coup des proies parfois plus grosses qu'elles.

La résistance au jeûne est très grande chez diverses formes : la carpe, par exemple, peut jeûner pendant quinze mois et perdre jusqu'à 60 % de son poids avant de mourir.

Distribution des Poissons

On connaît environ six cent cinquante formes vivantes de Sélaciens, marines, pour la très grande majorité, mais dont un certain nombre pénètrent occasionnellement dans les fleuves. Il en est peu qui demeurent habituellement dans les eaux douces.

Les Sélaciens sont bien représentés dans les mers chaudes. Certains sont benthiques (essentiellement les Rajiformes), d'autres nectoniques (surtout parmi les Squaliformes); mais la plupart sont plus fréquents à faible et moyenne profondeur que dans les grands fonds, et rares sont les formes franchement abyssales. Tous les Sélaciens sont zoophages et prédateurs, certains requins peuvent attaquer l'homme.

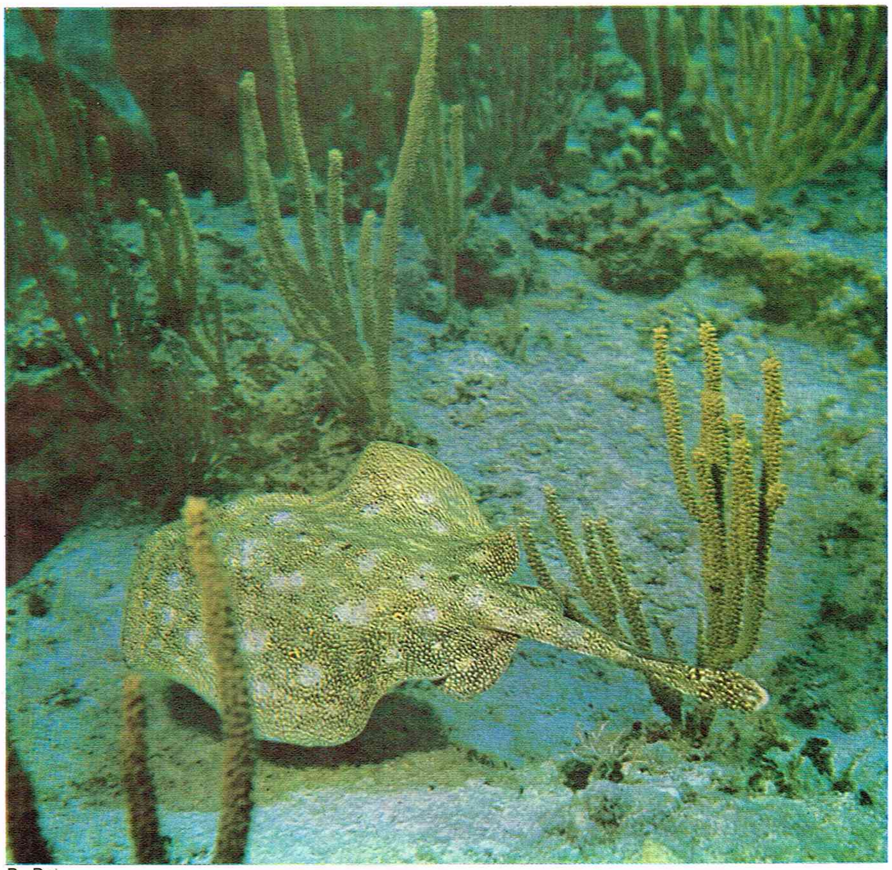
Les quelques formes vivantes d'Holocéphales sont marines, mais jamais de grande taille; elles habitent surtout les eaux froides et profondes et sont zoophages.

Parmi les quelque vingt-cinq mille formes actuelles d'Actinoptérygiens, beaucoup sont marines, d'autres, moins nombreuses, dulçaquicoles; peu vivent uniquement dans les eaux saumâtres. De nombreuses espèces sont euryhalines.

Les Actinoptérygiens vivent en mer, de la surface jusqu'à une profondeur d'environ 8 000 m (et peut-être au-delà). Certains sont agressifs, seuls ou en groupes, et peuvent être dangereux pour l'homme (Pirañas de l'Amérique du Sud par exemple).

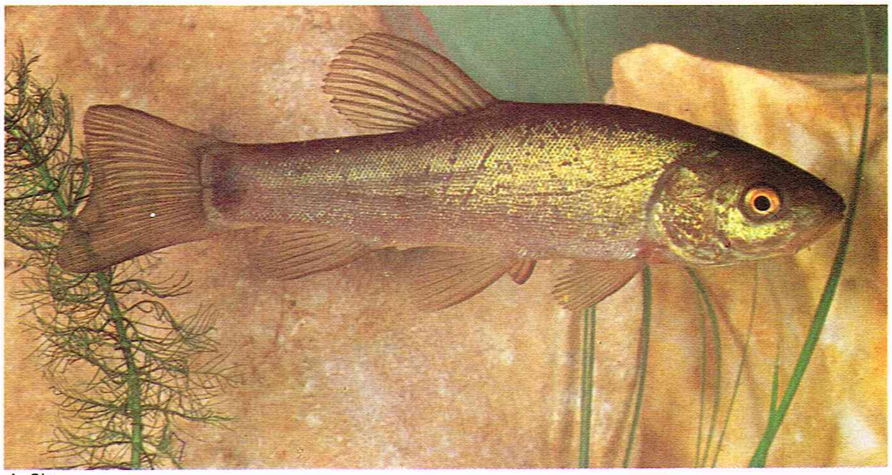
La seule espèce vivante de Cœlacanthiforme connue actuellement est marine; toutes les espèces vivantes de Cératodontiformes sont dulçaquicoles.

Bien que certains groupes (Acanthodes et Placodermes) soient apparus à l'Ordovicien, l'âge d'or des Vertébrés housing pisciformes fut le Dévonien (il y a environ trois cent vingt millions d'années), au cours duquel apparurent les ancêtres présumés des actuels Poissons cartilagineux, puis des actuels Poissons osseux. Au cours des temps, les groupes les plus anciens prospérèrent, puis déclinèrent; et de nouveaux groupes apparurent, peuplant peu à peu dans toutes les eaux du globe accusant des températures comprises entre 1 °C et 40 °C, et dont les caractéristiques chimiques, physico-chimiques et biologiques étaient très diverses.



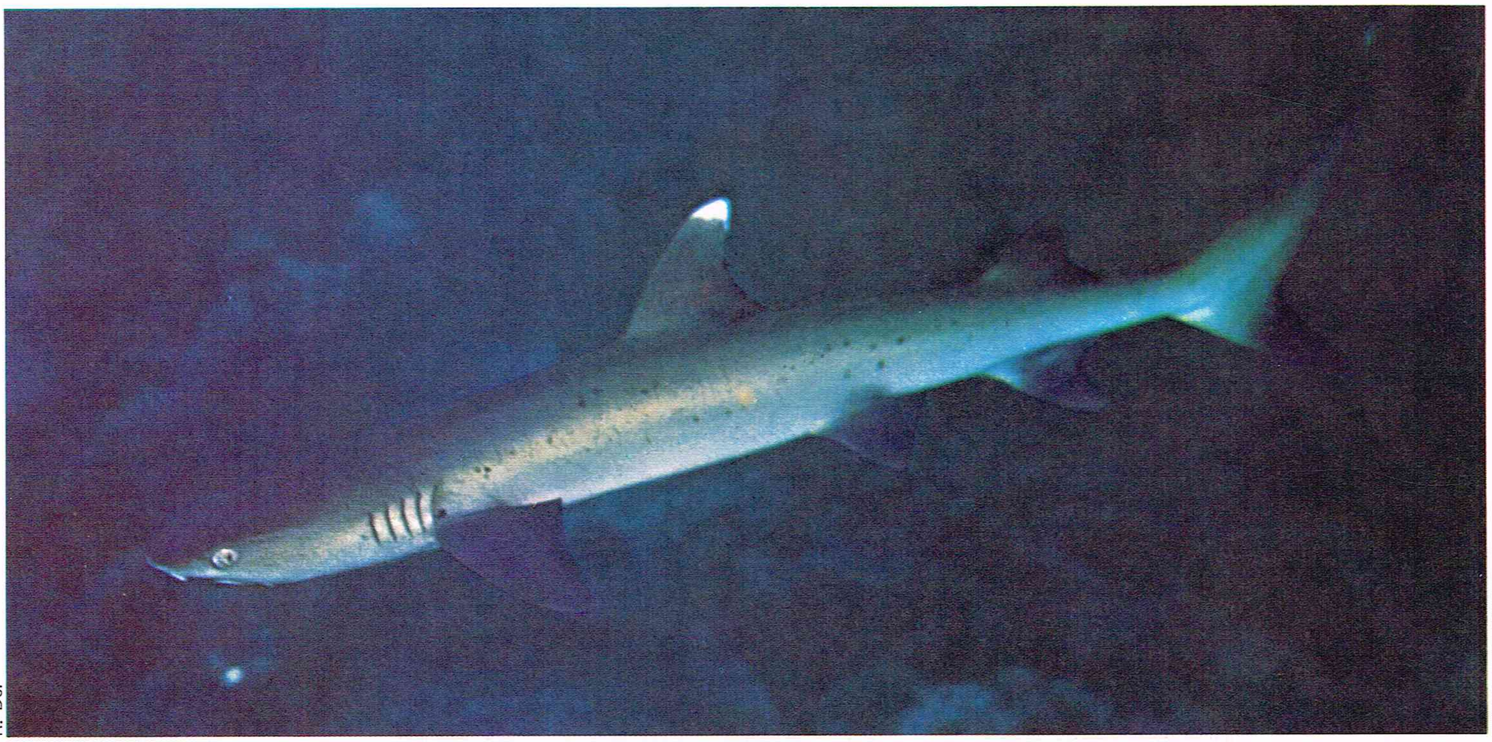
R. Dei

▲ *Les Rajiformes sont des Poissons essentiellement benthiques, comme on peut le déduire de leur forme ainsi que de la position et de la structure de leurs organes.*



J. Six

▼ *La tanche* **(Tinca tinca)** *est commune dans les eaux douces de presque toute l'Europe et d'une partie de l'Asie occidentale.*



R. Dei

▲ *Un requin « à nageoire blanche » de la mer Rouge, exemple caractéristique des formes hydrodynamiques de ces Poissons puissants et rapides.*

CHONDRICHTHYENS

Les Chondrichthyens *(Chondrichthyes)*, ou Élasmobranches, ou encore Sélaciens, possèdent, comme les Cyclostomes, un squelette entièrement cartilagineux, mais sensiblement plus évolué, et présentant toujours un début de calcification. Leur mâchoire supérieure est séparée du neurocrâne chez les Sélaciens *(Euselachii)*, alors qu'elle fusionne avec celui-ci chez les Bradyodontes. Leurs membres, des nageoires soutenues par des pièces cartilagineuses et par des rayons cornés (cératotriches), sont recouverts par la peau.

Les écailles cutanées ont une structure semblable à celle des dents, aussi les a-t-on appelées denticules cutanés.

Les Chondrichthyens possèdent deux narines. Les arcs branchiaux ont leurs deux séries de lamelles séparées par des cloisons bien développées; les opercules sont toujours absents; par ailleurs, les fentes branchiales sont au nombre de cinq à sept paires (Euselachii), ou bien d'une seule paire (Bradyodonti).

▼ *Partie antérieure d'un requin; on notera sur ce spécimen la bouche arquée et largement fendue.*



R. Maltini - P. Solaini

La reproduction peut être vivipare, ovovivipare ou ovipare, mais la fécondation, toujours interne, s'effectue par l'intermédiaire des ptérygopodes (appendices allongés, dérivant de la modification partielle des nageoires ventrales du mâle).

Ces Poissons appartiennent aux plus primitives des formes actuelles; ils comprennent environ six cent cinquante formes, groupées en deux grandes séries considérées par certains comme des sous-classes (Selachii et Bradyodonti), alors que d'autres en font des classes.

Sous-classe des Selachii

Les Selachii sont des Sélaciens pourvus de fentes branchiales au nombre de cinq, six ou sept paires; leurs mâchoires supérieures (os ptérygo-carrés ou palato-carrés) sont séparées du neurocrâne (suspension hyostylique).

La bouche est large, presque toujours ventrale, parfois terminale. La denture est le plus souvent homodonte, plus rarement hétérodonte (par exemple chez *Heterodontus*). La langue est rudimentaire; l'intestin, assez court, possède une valvule spirale; l'ouverture cloacale est présente. La vessie natatoire est toujours absente. La peau est parfois nue ou lisse, mais le plus souvent la présence de denticules la rend rugueuse.

Le cœur est constitué par quatre cavités : le sinus veineux, l'oreillette, le ventricule et le cône artériel.

La distinction entre la viviparité et l'ovoviviparité n'est pas très nette, bien que les formes vivipares présentent une sorte de « placenta » qui n'est pas sans rappeler celui des Mammifères. Dans le cas d'un petit nombre d'espèces non ovipares, on ignore s'il existe réellement un « placenta », et donc si ces Poissons sont vivipares ou ovovivipares.

Dans tous les cas, il n'y a jamais de métamorphoses, et les formes juvéniles sont déjà semblables aux formes adultes. Le dimorphisme sexuel est peu marqué.

De nombreuses espèces sont grégaires et certaines, pendant une partie de l'année, forment des bancs constitués seulement de mâles ou de femelles. La taille des adultes varie de quelques dm à plus de 15 m de long.

La sous-classe est divisée en deux super-ordres : les Protoselachii, complètement éteints, et les Euselachii qui comprennent deux ordres, les Pleurotremata (requins), et les Hypotremata ou Rajiformes (raies). Pour les distinguer on utilise la position des ouvertures branchiales : en effet, chez les Pleurotremata, elles sont latérales, et chez les Hypotremata, ventrales.

Les Squalinoïdes, ou anges de mer du genre *Squatina,* aux branchies latéro-ventrales, font la liaison entre les deux ordres.

En outre, le corps des Pleurotremata est généralement fuselé alors qu'il est toujours déprimé chez les Hypotremata.

La bouche est infère ou, plus rarement, terminale. Quand ils existent, les spiracles sont de diverses tailles.

Les yeux sont pourvus ou non d'une membrane nictitante (toujours absente chez les Rajiformes). Les cartilages préorbitaux sont généralement absents (mais présents chez les Rajiformes). L'os palato-carré est pourvu d'un processus palato-basal (sauf chez les Rajiformes) et il existe une suspension hyostilique ou amphistilique. L'os hyomandibulaire est vertical et pourvu d'appendices alors qu'il est horizontal et sans appendices chez les Rajiformes. Les extrémités supérieures de la ceinture pectorale sont libres (chez les Rajiformes, les cartilages supra-scapulaires sont le plus souvent réunis à la colonne vertébrale). On observe une ou deux nageoires dorsales.

Ordre des Pleurotremata

Il y a actuellement environ deux cent cinquante espèces de Pleurotremata, réparties en une vingtaine de familles.

Les caractères distinctifs des groupes résident principalement dans le nombre des fentes branchiales et des nageoires dorsales, dans la présence ou l'absence de la membrane nictitante, de la nageoire anale, d'aiguillons aux nageoires dorsales, etc.

Sous-ordre des Hexanchiformes

Les **Hexanchidés** *(Hexanchidae),* qui ont un corps fusiforme, une bouche infère, six ou sept fentes branchiales, une seule nageoire dorsale, un squelette non calcifié et pas de membrane nictitante, sont les plus primitifs des requins actuels; la famille remonte au Jurassique.

Hexanchus, le genre type, possède six fentes branchiales; ses représentants sont surtout des fossiles du Jurassique; il existe encore une espèce vivante, *Hexanchus griseus,* le griset, répandu dans les océans Atlantique, Pacifique, Indien et dans la Méditerranée, mais rare dans l'Adriatique. On pense qu'il peut peser jusqu'à 800 kg et atteindre assez souvent une longueur totale de 5 m.

Notorhynchus maculatus, de l'océan Pacifique, a une grande et large tête, au museau arrondi, un corps élancé, une queue très longue; il peut atteindre 3 m. Il possède sept paires de fentes branchiales.

Les **Chlamydosélachidés** *(Chlamydoselachidae)* possèdent six fentes branchiales. L'unique représentant vivant, *Chlamydoselachus anguineus* ou requin à collerette, atteint une longueur totale d'environ 2 m.

Sous-ordre des Galéiformes

Les **Odontaspididés** *(Odontaspididae),* anciennement les Carchariidés, comprennent le seul genre *Odontaspis (Carcharias).* Sa queue est incisée près de la pointe et présente aussi une fossette caudale supérieure. La seconde nageoire dorsale est aussi grande que la première. Le genre *Odontaspis* existe au moins depuis le Crétacé et compte aujourd'hui environ six espèces. *Odontaspis taurus,* le requin des sables, est répandu dans l'océan Atlantique et dans la Méditerranée. Plutôt côtier, il vit au fond mais se porte occasionnellement dans des eaux très peu profondes.

Les **Scapanorhynchidés** *(Scapanorhynchidae)* ou **Mitsukurinidés** ne comprennent pour le moment qu'une seule espèce, *Scapanorhynchus owstoni,* le requin-spatule. Sa mâchoire supérieure, protractile, est surplombée par un museau spatulé caractéristique. Sa nageoire caudale est très longue. Il peut atteindre 4,20 m de longueur.

Les **Isuridés** *(Isuridae)* que l'on retrouve à l'état fossile depuis l'ère tertiaire, comprennent actuellement trois genres, tous représentés dans la Méditerranée. Excellents nageurs, très rapides, ils sont agressifs et peuvent être dangereux pour l'homme. Leur caractère le plus remarquable est le grand développement du lobe inférieur de leur queue, qui ressemble ainsi à un croissant.

Le genre *Isurus* compte trois espèces dont les dents sont dépourvues de pointes secondaires, et dont la première nageoire dorsale naît en arrière du sommet interne des nageoires pectorales. *Isurus oxyrhynchus,* le mako de l'océan Atlantique (surtout tropical et tempéré) et de la Méditerranée, est très actif, vorace, agressif, et très courageux.

Le genre *Lamna* habite surtout les eaux boréales et australes, en sorte que sa distribution géographique est bipolaire. *Lamna nasus,* le requin-maquereau ou taupe, le mieux connu du genre, habite l'Atlantique septentrional et la Méditerranée.

Le genre *Carcharodon* diffère des genres *Isurus* et *Lamna* par ses dents larges, triangulaires, au bord dentelé, au lieu d'être étroites et à bord lisse. Ce genre est connu comme fossile depuis le Crétacé. Il en existait des espèces de grande taille, comme *Carcharodon megalodon* du Tertiaire. On ne connaît aujourd'hui que *Carcharodon carcharias,* le grand requin blanc cosmopolite, qui atteint une longueur de 10 m et dont la voracité est considérable.

Les **Cétorhinidés** *(Cetorhinidae)* comprennent actuellement un seul genre, et sans doute une seule espèce. Les fentes branchiales sont très vastes. Les dents sont nombreuses, petites et coniques. On connaît des formes fossiles du genre *Cetorhinus* depuis le Tertiaire.

Cetorhinus maximus, le requin-pèlerin, atteignant 11 m, a des ouvertures branchiales très vastes qui couvrent presque toute la partie postérieure de la tête, surtout ventralement. Les arcs branchiaux présentent de mille à mille trois cents appendices cornés, longs de 10 cm; ceux-ci servent, semble-t-il, à filtrer l'eau et à retenir les minuscules organismes planctoniques dont l'Animal se nourrit.

Les **Alopiidés** *(Alopiidae)* ne comprennent actuellement que le seul genre *Alopias,* caractérisé par une queue aussi longue que le reste du corps. Le museau est court et arrondi; les dents sont petites, égales aux deux mâchoires, et possèdent une seule cuspide. La reproduction est ovovivipare.

Ce genre comprend plusieurs espèces, sans doute quatre, très proches les unes des autres. *Alopias vulpinus,* le requin renard proprement dit, est répandu dans les eaux chaudes et tempérées du monde entier. Il atteint environ 6 m de longueur, nage très rapidement et se nourrit de Poissons et de Céphalopodes. Il n'est pas dangereux pour l'homme.

Les petits, au nombre de deux à quatre par portée, mesurent de 1,20 m à 1,50 m de longueur totale à la naissance; leurs yeux sont proportionnellement très grands.

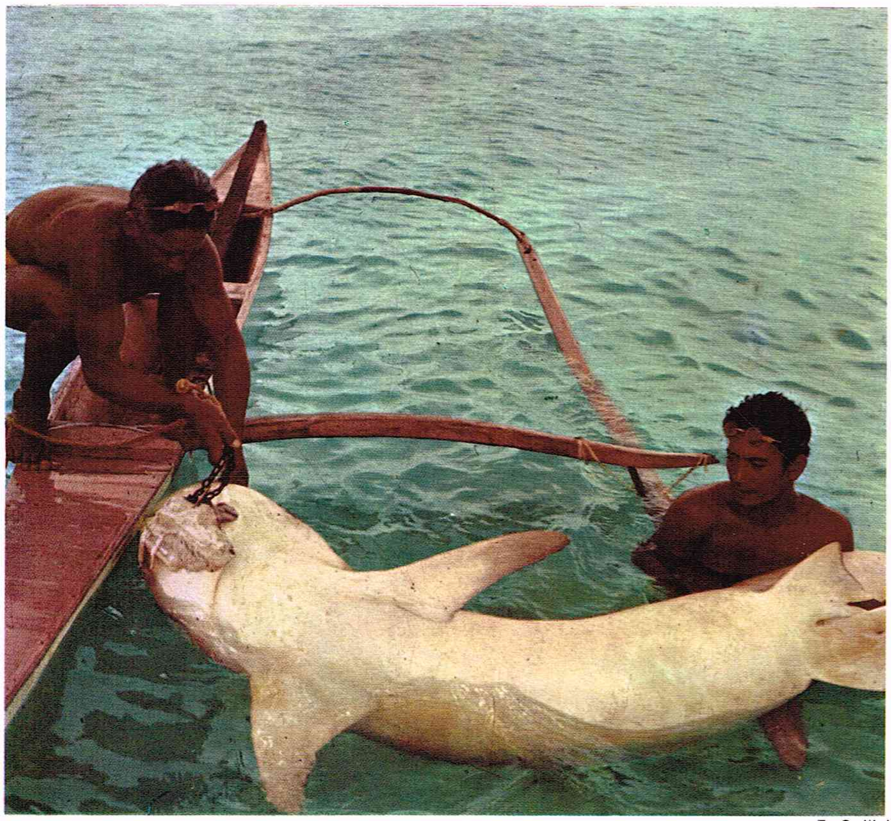
Les **Orectolobidés** *(Orectolobidae)* possèdent deux sillons externes bien visibles, un de chaque côté, qui vont de la bouche à la narine, et portent à l'extrémité antérieure un gros cirrhe charnu. Ils ont deux nageoires dorsales et une nageoire caudale qui n'est pas dressée vers le haut, mais à peu près alignée selon l'axe du corps. Ils sont dépourvus de membrane nictitante, et possèdent des spiracles.

Il s'agit le plus souvent de petites formes, vivant le long des côtes, bien que certaines des vingt-quatre espèces atteignent de grandes dimensions. Ainsi, *Ginglymostoma cirratum,* le requin-nourrice de l'océan Atlantique, a une longueur totale maximale de 4,20 m et *Stegostoma fasciatum,* le requin-zèbre, mesure 3,30 m.

Les **Rhincodontidés** ont une distribution essentiellement circumtropicale. *Rhincodon typus,* le requin-baleine, est le seul requin dont la bouche soit pratiquement terminale; en outre, il possède des carènes longitudinales sur le corps, et mesure jusqu'à 18 m de longueur. Il est inoffensif. Il se nourrit, en filtrant l'eau, de tout petits Poissons, de Céphalopodes et de Crustacés.

Les **Scyliorhinidés** *(Scyliorhinidae)* comprennent de nombreuses espèces de petits Squaliformes, benthiques ou bathypélagiques, des eaux tempérées ou tropicales, mais jamais cosmopolites.

Les sept espèces vivantes, du genre *Scyliorhinus,* remontant au Crétacé, ont une tête déprimée avec un museau bref et arrondi. Chez *Scyliorhinus caniculus,* la roussette à petites taches, les valvules nasales sont à peu près en contact sur leur ligne médiane, alors que



F. Quilici

▲ ***Un requin-tigre* (Galeocerdo cuvieri) *pêché à Tuamotu; adulte, il peut atteindre plus de 6 m.***

chez *S. stellaris* elles sont nettement séparées. On trouve ces deux espèces sur les fonds à coraux, et aussi sur les fonds vaseux pour la première. Les femelles pondent des œufs deux par deux, attachés par des filaments à des colonies de Cnidaires. La roussette à grandes taches atteint une longueur de 1,50 m, alors que la roussette à petites taches ne dépasse pas 1 m.

Les **Triakidés** *(Triakidae)* sont caractérisés par la possession d'une nageoire dorsale antérieure, un peu plus grande que la postérieure, insérée en avant du point d'attache des nageoires ventrales.

Ils comprennent des formes répandues dans les eaux tempérées et chaudes de tous les océans; en Méditerranée, ils sont représentés par le seul genre *Mustelus*, avec deux espèces, *M. mustelus*, et *M. asterias*. Le premier mesure jusqu'à 1,60 m de longueur, et le second peut-être 2 m; le premier est vivipare et le second ovovivipare.

Les **Carcharhinidés** *(Carcharhinidae)* sont caractérisés par une nageoire dorsale antérieure beaucoup plus forte que la seconde, et insérée en avant de la nageoire ventrale. Il n'y a pas de branchies insérées sur les arcs branchiaux, ni de barbillons autour de la bouche. Certains genres possèdent des spiracles, d'autres pas. La reproduction est ovipare ou ovovivipare. Il existe dans cette famille environ soixante espèces réparties en quinze genres. De taille moyenne ou grande, ces requins sont répandus principalement dans les mers chaudes; en Méditerranée, on trouve les trois genres suivants : *Galeorhinus*, *Carcharhinus* et *Prionace*.

Galeocerdo cuvieri, le requin-tigre, a une alimentation très diversifiée. Il vit dans les eaux tropicales du monde entier, et se rend parfois dans les zones tempérées. Ses dents sont denticulées, avec une profonde entaille d'un côté. Les petits naissent à toute époque de l'année, au nombre de dix à quatre-vingt-deux par portée, avec une moyenne de trente à cinquante. Les adultes atteignent une longueur de plus de 6 m.

Le genre *Carcharhinus* se distingue du précédent par l'absence de spiracles. On en connaît au moins trois espèces en Méditerranée.

Le genre *Prionace* comprend l'espèce unique *P. glauca*, le requin bleu, répandu dans les zones tempérées et tropicales de tous les océans, ainsi qu'en Méditerranée. C'est le squale le plus commun au large des côtes des océans Atlantique et Pacifique. Il est très prolifique et se reproduit probablement toute l'année. Vivipare, la femelle peut contenir plus de soixante embryons. Ce squale atteint une longueur maximale d'environ 5 m.

Les **Sphyrnidés** *(Sphyrnidae)*, ou requins-marteaux, sont des Poissons très caractéristiques et très connus, par la forme en marteau de leur tête; leurs yeux sont situés aux extrémités latérales des lobes céphaliques. Pour le reste, ils ont les mêmes caractères morphologiques que les Carcharhinidés, avec lesquels ils présentent indubitablement d'étroites affinités. Ils peuplent surtout les mers chaudes, mais pénètrent pendant la belle saison dans les eaux tempérées; ils vivent tantôt en profondeur, tantôt plus près de la surface. Ils sont certainement dangereux pour l'homme.

Sphyrna zygaena, le mieux connu, est un excellent nageur qui atteint une longueur d'environ 4 m, et exceptionnellement un poids de 700 kg.

Sous-ordre des Squaliformes

Les **Squalidés** *(Squalidae)* possèdent deux nageoires dorsales, souvent pourvues chacune d'un aiguillon, et la nageoire anale n'existe pas, ce qui les rapproche des Rajiformes. La famille compte une vingtaine de genres, tous de petite taille, ou tout au plus de taille moyenne. Ce sont essentiellement des sténothermes froids : ils préfèrent les eaux profondes ou celles des hautes latitudes.

Le genre *Oxynotus*, connu à l'état fossile depuis le Pliocène, comprend trois espèces.

O. centrina, la centrine, se rencontre dans l'océan Atlantique oriental, les eaux d'Afrique du Sud et de la Méditerranée. Elle est trapue, avec un tronc dont la section à peu près triangulaire est accentuée par une carène cutanée médio-dorsale et deux carènes qui se trouvent entre la surface ventrale et les côtés, de l'aisselle des nageoires pectorales jusqu'à l'origine des nageoires ventrales. Les aiguillons s'élèvent à peu près à la moitié des bases des deux nageoires dorsales, et sont presque entièrement entourés par la peau. Ce Poisson atteint une longueur de 80 cm; il est ovovivipare; ses œufs sont très gros et la femelle porte de vingt à vingt-cinq embryons environ.

Le genre *Squalus* comprend cinq espèces, toutes de petite taille, avec des épines aux nageoires dorsales bien développées et sans sillons latéraux. Ces Poissons habitent tous les océans, jusqu'à des latitudes élevées, et sont souvent très abondants. Citons sur nos côtes *Squalus acanthias*, l'aiguillat, dont l'aiguillon de la seconde nageoire dorsale est plus court que celle-ci, et *S. fernandinus*, dont l'aiguillon de la seconde nageoire dorsale est plus haut qu'elle.

Le genre *Centrophorus* comprend environ dix espèces, dont les aiguillons dorsaux sont bien développés et cannelés latéralement, le second étant plus long que le premier. La nageoire caudale a souvent un lobe apical distinct.

Les yeux et les spiracles sont gros. Il s'agit de Poissons bathypélagiques qui ne dépassent pas une longueur de 1,50 m. *Centrophorus granulosus* est répandu en Méditerranée, et dans l'océan Atlantique oriental, du Portugal au Sénégal, à des profondeurs pouvant dépasser 500 m.

Le genre *Etmopterus* comprend environ quinze espèces, à aiguillons dorsaux très longs. Les dents inférieures sont plus larges que les supérieures, avec une cuspide triangulaire à bords lisses, dirigée latéralement et donc à peu près horizontale. Les dents supérieures ont plusieurs cuspides. La queue est à peu près dépourvue de lobe inférieur, mais possède un lobe apical assez net. Des photophores situés sur le ventre et sur les côtés produisent, par suite de stimuli mécaniques, une lumière assez forte pour être visible même pendant le jour. Ces organes lumineux sont composés de cellules épidermiques, dont les superficielles constituent une lentille, celles du fond formant la source lumineuse.

Toutes les espèces vivent en profondeur et ont une distribution essentiellement atlantique et pacifique.

Le genre *Centroscymnus* est caractérisé par des épines dorsales très courtes, parfois cachées par la peau. Ses dents supérieures sont fines et aiguës, avec une crête unique, sans cuspides latérales; elles sont droites et disposées à peu près verticalement; les dents inférieures sont quadrangulaires, avec une pointe très oblique et presque horizontale; les dents supérieures et infé-

rieures ont toutes des bords lisses. Le lobe caudal inférieur est peu distinct, alors que le lobe apical est assez nettement délimité.

Les nageoires dorsales des *Scymnorhinus* n'ont pratiquement pas d'aiguillon, sauf une épine rudimentaire à la première dorsale. Les dents supérieures sont étroites, lisses et aiguës ; les dents inférieures ont une pointe triangulaire et sont denticulées. La queue a un lobe apical net, alors que le lobe inférieur est à peu près absent. *S. licha* se rencontre dans l'océan Atlantique oriental, de l'Irlande aux Açores et aux Canaries. Sa longueur maximale dans cette zone est de 1,80 m. Il vit en profondeur jusqu'à plus de 1 000 m (ce genre est parfois classé dans la famille suivante).

Les **Dalatiidés** *(Dalatiidae)* comprennent, entre autres, les *Somniosus* qui sont caractérisés par des dents différentes aux deux mâchoires, les supérieures étant étroites et aiguës, les inférieures ayant une pointe très oblique et lisse. La queue n'a pas de fossettes, et ses deux lobes sont bien distincts. Il peut y avoir des organes lumineux. On rencontre en Méditerranée et dans les eaux atlantiques et portugaises (Madère) *S. microcephalus*, le laimargue, long d'un peu moins de 1 m, qui vit en profondeur. Les pores des canaux sensoriels latéraux sont lumineux chez les adultes. Il est ovovivipare ; on a trouvé des femelles contenant de douze à dix-sept embryons.

Aux **Échinorhinidés** *(Echinorhinidae)* appartiennent les *Echinorhinus* aux nageoires dorsales sans épines. Leurs dents ont plusieurs pointes égales aux deux mâchoires, la cuspide médiane étant plus grande que les latérales. La nageoire caudale est pointue et sans incision apicale. La peau est parsemée d'écussons osseux, à épine centrale aiguë, groupés çà et là. La ligne latérale, délimitée par deux replis cutanés, est armée d'une série de minuscules protubérances pointues. Il existe en Méditerranée une seule espèce répandue dans l'océan Atlantique oriental, de la mer du Nord au Sénégal, mais rare dans la partie ouest de l'océan Atlantique. *E. bruccus*, ou chenille de mer, atteint environ 3 m de long et vit près du fond, entre 500 m et 1 000 m dans l'Atlantique.

Les **Pristiophoridés** sont des sortes de petits requins-scies aux fentes branchiales latérales situés en avant des nageoires pectorales. *Pristiophorus* possède cinq fentes branchiales et *Pliotrema* six. Ils sont indo-pacifiques.

Les **Squatinidés**, ovovivipares, diffèrent quelque peu du groupe par leur morphologie ; ils ont un corps déprimé, sans nageoire anale, et sont nettement rétrécis à l'arrière, rappelant ainsi les Rajiformes. Ils ont toutefois une bouche terminale et possèdent cinq paires de fentes branchiales de chaque côté, qui, bien qu'étendues latéro-ventralement, ne sont pas infères. Deux nageoires dorsales, à peu près égales et arrondies, sont insérées en arrière ; les nageoires pectorales sont très grandes et plus étendues en avant qu'en arrière ; toutefois, bien qu'elles atteignent les côtés de la tête, elles ne se réunissent pas, mais cachent en partie les fentes branchiales, situées dans une échancrure entre la tête et ces nageoires.

On connaît pour unique genre *Squatina* (présent déjà au Jurassique supérieur) ; benthique, il est répandu dans tous les océans, avec environ douze formes dont la systématique est encore assez incertaine.

Il en existe trois espèces en Méditerranée, dont la plus commune est *S. squatina*, l'ange de mer, connu aussi dans l'est de l'océan Atlantique, de la mer du Nord aux îles Canaries. Il atteint une longueur d'environ 2,50 m.

Ordre des Hypotremata

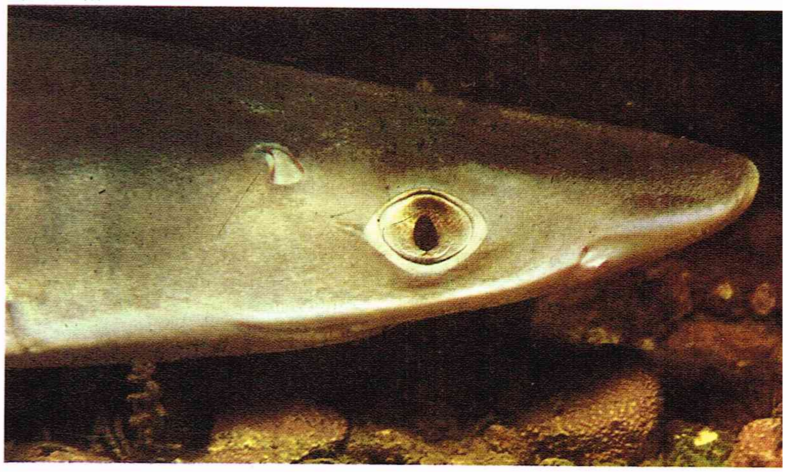
Il ne comprend, dans la classification adoptée, que le sous-ordre des Rajiformes *(Rajiformes)*.

Ces Poissons, essentiellement benthiques, ont un corps déprimé, c'est-à-dire aplati dorso-ventralement.

G.S. Giacomelli

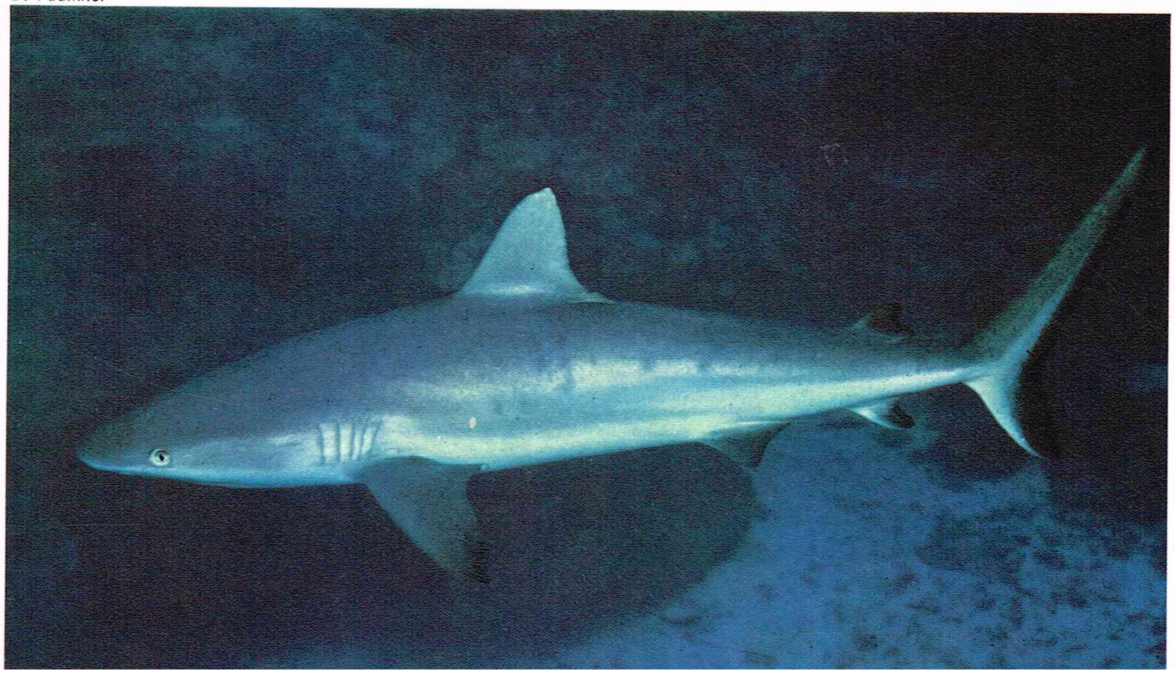


D. Faulkner

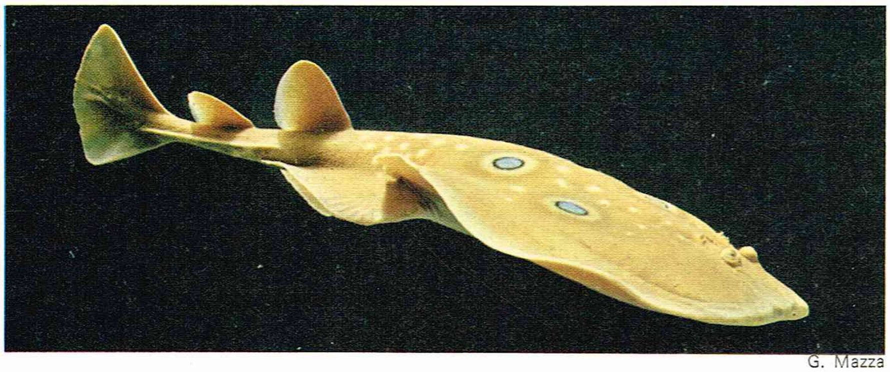


▲ *A gauche,* **Scyliorhinus caniculus,** *ou roussette à petites taches. A droite, partie antérieure d'un aiguillat* **(Squalus acanthias).**

D. Faulkner



◀ *Un requin* **(Carcharhinidé)** *dans son milieu naturel.*



G. Mazza

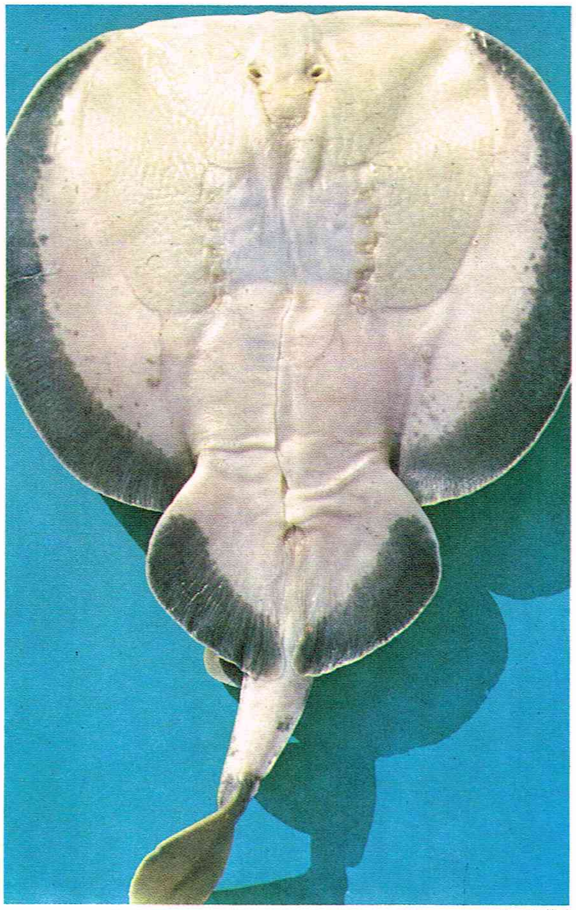
▲ ***Une torpille* (Torpedo sp.) ; *Poissons cartilagineux, les torpilles sont répandues dans toutes les mers, des eaux côtières jusqu'aux grandes profondeurs.***

Leur bouche et leurs fentes branchiales sont situées ventralement ; leurs spiracles sont toujours vastes. La respiration s'effectue non pas par la bouche (infère), mais par les spiracles. Si l'aspiration se faisait par la bouche, quand celle-ci repose sur le fond, il entrerait dans l'appareil respiratoire non seulement de l'eau, mais aussi du sable et de la vase, ce qui finirait par léser les lamelles branchiales. Certains Rajiformes non benthiques respirent par la bouche. Par ailleurs, les yeux et les spiracles sont presque toujours dorsaux et rarement latéraux.

On observe une ou deux nageoires dorsales (parfois aucune), situées très en arrière ; la nageoire anale est toujours absente, et la nageoire caudale peut être bien développée ou absente. Les nageoires pectorales sont très grandes et unies le plus souvent aux côtés de la tête ; elles peuvent se rejoindre en avant et entourer le museau.

La grande majorité des Rajiformes montre un disque constitué par la fusion du tronc avec les nageoires pectorales et la queue brusquement rétrécie. Cette dernière peut être soit très longue, fine et sans nageoire, soit assez courte et grosse en portant la ou les nageoires dorsales et la nageoire caudale.

Les **Pristidés** *(Pristidae)* ont un corps très allongé, mais déprimé. Le museau est prolongé en une lame rostrale plate, portant de chaque côté une série de dents robustes, aiguës, à peu près égales, insérées dans des alvéoles, perpendiculaires à l'axe de la lame. Les dents orales sont petites. Il y a deux nageoires dorsales à peu près égales. Les nageoires pectorales ne s'étendent pas en avant au-delà des fentes branchiales, et ne fusionnent pas complètement avec la tête. La reproduction est de type ovovivipare.



G. Relini

▶ ***Une torpille,* Torpedo sp., *vue par la face ventrale, et dont on devine les organes électriques à travers la peau.***

Le seul genre *Pristis* est représenté par une dizaine d'espèces, répandues surtout dans les zones chaudes de tous les océans. Ce sont des Poissons essentiellement benthiques et euryhalins ; ils pénètrent dans les eaux littorales et les estuaires, et remontent souvent le cours des fleuves, parfois assez en amont.

La « scie » que portent ces Poissons leur sert généralement à fouiller le fond à la recherche de proies (Poissons et Invertébrés) mais aussi à capturer des Poissons nectoniques.

Les **Rhinobatidés** *(Rhinobatidae)* ne portent pas de disque. Leur corps est typiquement allongé, et relativement déprimé. Les nageoires pectorales s'étendent en avant des fentes branchiales, et fusionnent avec les côtés de la tête, sans atteindre cependant l'extrémité du museau. Il y a deux nageoires dorsales à peu près égales ; la nageoire caudale est bien développée. La reproduction, ovovivipare chez de nombreuses espèces, est peut-être ovipare chez d'autres. Les Rhinobatidés comptent actuellement une dizaine de genres présents surtout dans les eaux australiennes, chinoises et japonaises, indiennes, africaines, brésiliennes et californiennes.

Le genre *Rhinobatos* est représenté dans tous les océans au moins par une trentaine d'espèces, dont dix environ habitent l'est de l'océan Atlantique, et dont deux pénètrent dans la Méditerranée, par Gibraltar. Il ne possède pas de lobe inférieur à la nageoire caudale. Citons aussi le genre *Rhynchobatus*.

Le corps des **Torpédinidés** *(Torpedinidae)*, nettement divisé en un disque et une queue, est couvert de peau nue ; le disque est ovale, elliptique, ou le plus souvent circulaire. Le museau ne fait pas saillie, et les yeux sont petits. Il y a de nombreuses papilles et vésicules sensorielles. La queue, épaisse, relativement courte, musclée, porte deux nageoires dorsales et une nageoire caudale bien développée. La reproduction est ovovivipare. Les Torpédinidés, connus à l'état fossile depuis l'Éocène, sont répandus dans toutes les mers, depuis les eaux côtières jusqu'aux grandes profondeurs.

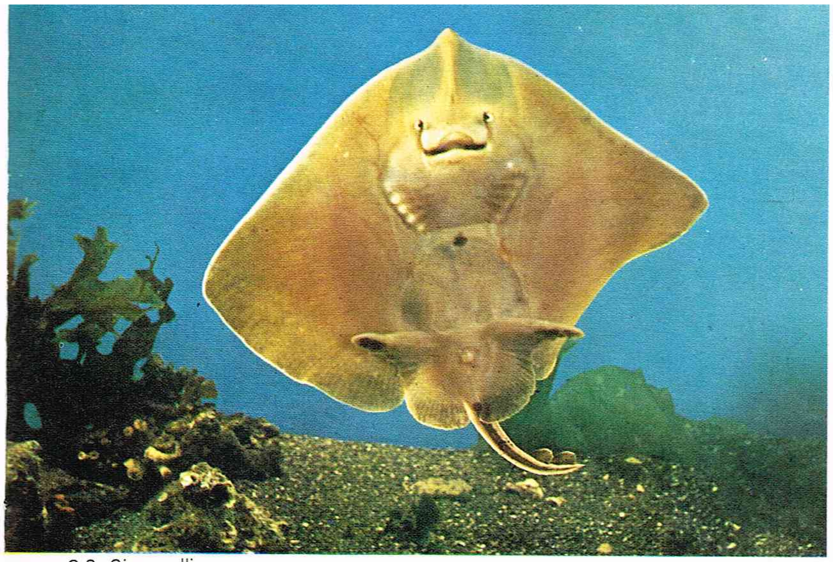
Les **Téméridés** *(Temeridae)* n'ont qu'une nageoire dorsale. Une caractéristique de toute la famille est de posséder deux organes électriques réniformes, situés entre la partie antérieure des nageoires pectorales et le crâne. On connaît actuellement environ sept genres dont un seul, *Torpedo,* habite nos côtes. Les quelque douze espèces de *Torpedo* ou torpilles sont répandues dans les mers tropicales et tempérées ; dans l'est de l'océan Atlantique, on en connaît quatre espèces, dont trois pénètrent aussi en Méditerranée. Les torpilles vivent sur les fonds sableux et vaseux, en restant souvent enfoncées pour se nourrir de petits Animaux benthiques.

Les organes électriques dérivent d'une transformation du tissu musculaire, et sont constitués essentiellement par de petits éléments formant une sorte de pile prismatique.

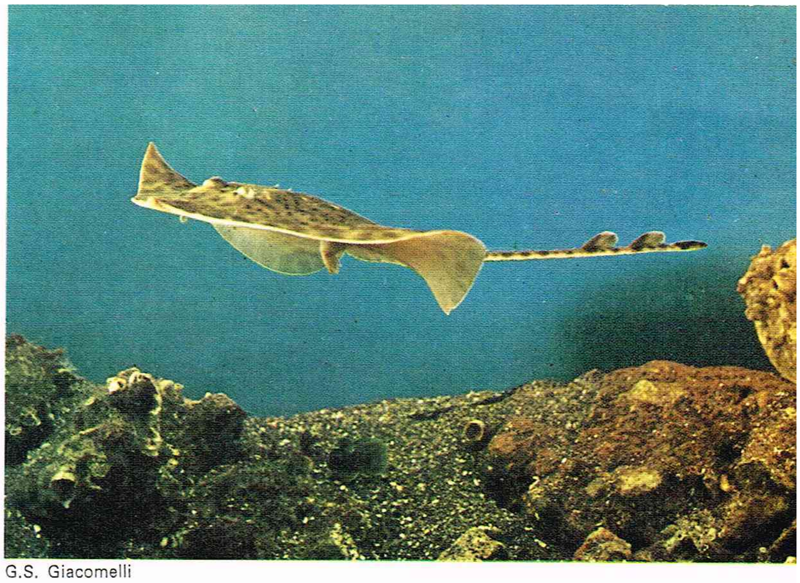
Le corps des **Rajidés** *(Rajidae)* est constitué par un disque et une queue, mais le disque a une forme plus ou moins nettement quadrangulaire. La peau est chagrinée et souvent constellée de piquants de différentes grandeurs. La queue est quelque peu déprimée, avec un repli cutané de chaque côté, et des rudiments d'organes électriques à peu près inactifs. Le plus souvent, elle supporte deux nageoires dorsales, à peu près égales et rapprochées l'une de l'autre, ainsi qu'une nageoire caudale plus ou moins réduite. Les nageoires ventrales sont le plus souvent bilobées.

La reproduction est ovipare, et les œufs sont protégés par une coquille cornée rectangulaire, avec à chaque angle un appendice filamenteux.

Les Rajidés sont actuellement répandus dans toutes les mers, avec environ six genres, dont l'un, *Raja,* comprend une centaine d'espèces, qui peuvent posséder un disque plus ou moins rhomboïdal ou même arrondi ; leur museau est bref, ou prolongé en un rostre en saillie ; la bouche est à peu près droite. Le lobe antérieur des nageoires ventrales est plus étroit que le postérieur.



G.S. Giacomelli



G.S. Giacomelli

▲ *A gauche, une raie,* **Raja sp.** *; on observera l'appareil buccal, les fentes branchiales et la queue effilée vers l'arrière. A droite, une raie vue de flanc ; on remarquera ici l'important aplatissement dorso-ventral de l'Animal.*

La distribution géographique du genre *Raja* est très étendue, surtout dans les mers tempérées et froides ; ce genre atteint les latitudes les plus élevées parmi tous les Rajiformes ; quant à la distribution écologique, elle est considérable et va du littoral jusqu'aux grandes profondeurs.

Ces Poissons, sédentaires, vivent sur le fond, avec une prédilection pour le sable, et plus encore pour la vase, où ils s'enfouissent souvent, laissant seulement émerger les yeux ou les spiracles.

On distingue des espèces à museau court comme *Raja asterias* (la raie étoilée), qui atteint une longueur maximale de 70 cm, *Raja miraletus*, la raie miroir, un peu plus courte, et *Raja clavata*, la raie bouclée, les raies à museau long, comme *Raja alba*, la raie blanche, et le pocheteau blanc, *R. batis*.

Les **Dasyatidés** *(Dasyatidae)* ont des nageoires pectorales soudées à la tête, en avant du museau. Leur queue, mince, est pourvue le plus souvent d'un aiguillon. Leur reproduction est ovovivipare. Actuellement, il en existe dix genres, qui habitent de préférence les mers tempérées et chaudes. Certains sont euryhalins à un degré élevé, ou dulçaquicoles comme *Potamotrygon*.

Le genre *Dasyatis* possède un disque plus ou moins quadrangulaire, pentagonal ou à peu près circulaire, quadrangulaire chez toutes les espèces méditerranéennes. Les nageoires pectorales ont des sommets arrondis. La queue est longue et fine, pourvue d'un ou plusieurs piquants dentelés. Seul l'oviducte droit est développé. Ce genre comprend actuellement environ trente espèces, dont trois habitent la Méditerranée, et l'une, *Dasyatis violacea*, est endémique dans cette mer. *Dasyatis pastinaca*, la pastenague européenne, peut atteindre une longueur de plus de 2,50 m, et une largeur d'environ 1,50 m. *Dasyatis violacea*, la pastenague violette, n'atteint pas 1 m. Quant à *Dasyatis centroura*, la pastenague épineuse, elle dépasse 3,30 m de longueur et 2 m de largeur.

Le genre *Gymnura* a un disque beaucoup plus large que long. Sa queue très courte, en forme de fouet, est pourvue d'un aiguillon. *Taeniura* est représenté en Méditerranée par *T. grabata*, au disque circulaire.

Les **Myliobatidés** *(Myliobatidae)* sont caractérisés par un disque à peu près losangique et des nageoires céphaliques réunies en un unique lobe rostral, à l'extrémité antérieure du museau. Les spiracles et les yeux s'ouvrent latéralement. La queue, très fine, en forme de fouet, est plus longue que le disque. La nageoire dorsale existe normalement ; sauf chez *Aetomyleus*, elle est suivie par un aiguillon, qui peut provoquer des plaies douloureuses.

Les Myliobatidés comptent quatre genres, une vingtaine d'espèces au total, et habitent principalement les eaux chaudes. Ils ne sont pas strictement benthiques ; il leur arrive de nager dans les eaux superficielles, et il n'est pas rare de les voir faire des sauts hors de l'eau. Toutefois, ils se nourrissent essentiellement de Mollusques benthiques.

Myliobatis a un lobe rostral semi-circulaire, plus large que long ; le genre, qui existait déjà au Crétacé, comprend actuellement une dizaine d'espèces, dont une seule sur nos côtes, *M. aquila*, l'aigle de mer, qui peut dépasser 1 m.

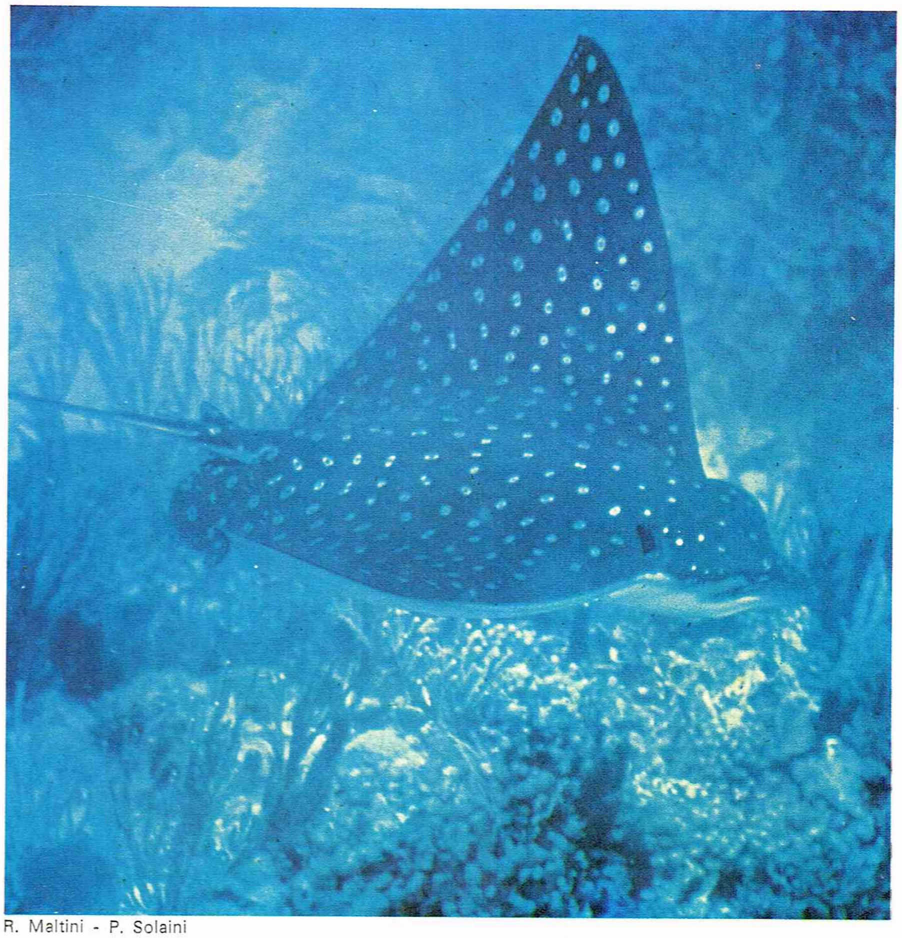
Pteromylaeus a un lobe rostral à peu près ovale, plus long que large ; trois espèces en sont connues, dont l'une, *P. bovinus*, la vachette, présente sur nos côtes, atteint une longueur totale de 2,50 m pour un poids de 60 kg environ.



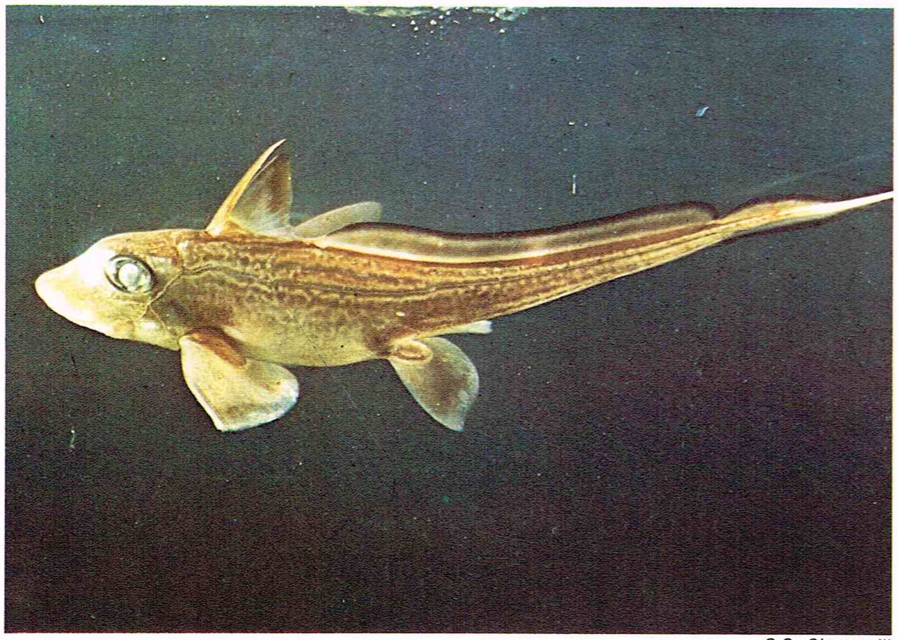
D. Faulkner

◀ **Dasyatis sayi,** *mimétique sur le fond de la mer (ici, près des îles Bahamas).*

▼ **Aetobatus narinari** *des mers tropicales.*



R. Maltini - P. Solaini



G.S. Giacomelli

▲ *Une chimère,* **Chimaera monstrosa.**

Les **Mobulidés** *(Mobulidae)* ont un disque losangique, plus large que long. Leur large bouche, en position terminale ou à peine infère, est armée de dents nombreuses et très petites.

La tête comporte des nageoires rostrales, grosses et mobiles, nettement séparées, articulées à une sorte de rotule. Les nageoires ventrales sont arrondies ; la nageoire dorsale est petite, l'aiguillon caudal petit ou absent. Les fentes branchiales sont larges et pourvues d'un filtre pour le plancton. Les spiracles sont très petits, et il est probable que la respiration se fait principalement par l'ouverture buccale.

Répandus dans toutes les mers chaudes et tempérées du globe, surtout dans les eaux néritiques, les Mobulidés forment parfois des bancs. Une espèce du genre *Manta* dépasse parfois 6,60 m de largeur et 4 tonnes. Le spectacle de certaines *Manta* sautant est impressionnant. Toutes ne sont pas gigantesques : *Mobula diabola*, par exemple, mesure au maximum 60 cm d'envergure.

Sous-classe des Bradyodontii

Les Bradyodontii, ou Holocéphales *(Holocephala)*, sont des Vertébrés pisciformes à squelette cartilagineux, avec une seule fente branchiale de chaque côté, précédée et protégée par un repli cutané, que soutiennent des rayons cartilagineux. La mâchoire supérieure est réunie au neurocrâne, les os palato-carrés qui la composent et les cartilages hyomandibulaires lui étant soudés ; le crâne présente alors une suspension autostylique.

Les Bradyodontes ou Holocéphales actuels ont une forme allongée et fuselée, avec une longue queue filamenteuse. La peau des adultes est nue ou à peine granuleuse.

Les nageoires ventrales sont en position abdominale et, chez les mâles, portent des ptérygopodes. La queue est toujours longue.

Les arcs branchiaux sont au moins au nombre de cinq paires, dont les quatre premières portent des branchies ; chacun des arcs a une cloison, non reliée à la peau, en sorte que les lamelles sont libres dans la chambre branchiale. Celle-ci communique avec l'extérieur par une ouverture latérale et inférieure ou même ventrale, située en avant de l'implantation de la nageoire pectorale.

Les spiracles manquent chez les adultes. Les deux ouvertures nasales ou narines sont contiguës, et situées près du bord supérieur de la bouche.

La reproduction est ovipare, et la fécondation interne. Le cloaque est absent, et l'ouverture uro-génitale se trouve derrière l'anus.

Pondus sur les fonds vaseux, les œufs y sont fixés par un filament terminal. Pendant une partie de son développement, l'embryon présente des branchies externes filamenteuses et des spiracles qui disparaissent ensuite ; de plus, comme il n'y a pas de pédoncule, l'embryon adhère au sac vitellin par une partie de la surface ventrale du tronc. Les nouveau-nés, les embryons et les juvéniles ont une peau rugueuse car elle est recouverte d'écailles placoïdes destinées le plus souvent à disparaître chez les adultes.

Tous les Bradyodontes sont marins. Les espèces actuelles habitent les eaux froides, surtout les profondeurs. Presque toutes les formes vivantes se portent dans des eaux néritiques pendant la reproduction ; elles ont une vie essentiellement benthique. Ces Poissons zoophages se nourrissent surtout de Mollusques, de Crustacés et d'Invertébrés. Les espèces existant aujourd'hui sont peu nombreuses, environ vingt-quatre. Aucune n'est de grande taille.

Les Bradyodontes constituent une lignée évolutive bien distincte par rapport à tous les autres Poissons ; certains auteurs en font même une classe, étant donné qu'on ne connaît pas de termes de passage entre leurs fossiles et ceux des divers autres groupes. Ils présentent toutefois de nettes affinités structurales avec les Euselachii. Actuellement, ils comprennent un seul super-ordre, celui des Holocéphales composé de l'unique ordre des Chimériformes. Le super-ordre des Eubradyodontes est éteint.

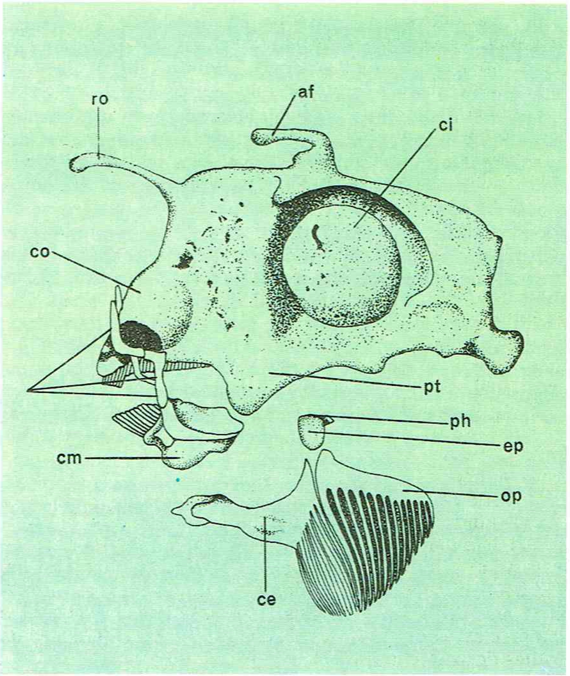
Ordre des Chimériformes

Les Chimériformes *(Chimaeriformes)* ont une bouche assez petite et située ventralement. La mâchoire supérieure possède une paire de plaques broyeuses situées sur le vomer, et une paire de plaques palatines. La mandibule porte, aussi, une paire de plaques broyeuses. La tête, grosse et assez comprimée, porte bien en évidence divers canaux du système latéral. La ligne latérale est nette sur les côtés du tronc et de la queue, toujours longue et fine.

Ces Poissons ont deux nageoires dorsales, dont la première est pourvue d'un robuste piquant érectile, situé en avant. La nageoire anale est courte ; les nageoires ventrales sont bien développées, et les nageoires pectorales larges.

Chez les mâles, il existe trois appendices épineux en forme de massue, les *tenacula*, l'un sur le front, logé dans une fente, et un de chaque côté devant les nageoires ventrales, rétractile dans une poche cutanée. Les deux tenacula ventraux interviennent lors de l'accouplement. Les ptérygopodes sont libres sur toute leur longueur et insérés à l'aisselle des nageoires ventrales.

Les espèces sont réparties en trois familles : les **Chimérides**, à museau arrondi ou à peu près conique, les **Callorhynchidés**, à rostre spatulé, et les **Rhinochimérides**, au museau allongé et pointu.



I.G.D.A.

▶ *Représentation schématique du crâne d'une* **Chimaera**, *ou chimère : ro, rostre ; af, appendice frontal ; ci, cloison interorbitaire ; pt, ptérygo-carré ; ph, pharynx ; ep, épihyal ; op, opercule ; ce, cératohyal ; cm, cartilage de Meckel ; cl, cartilage labial ; co, capsule olfactive.*



D. Faulkner

▲ *Les Actinoptérygiens sont des Vertébrés pisciformes pourvus d'un squelette ossifié. Ils comprennent la très grande majorité des Poissons : ici, un* Apogon *de Nouvelle-Calédonie.*

OSTÉICHTHYENS

Le squelette interne des Ostéichthyens *(Osteichthyes)*, encore cartilagineux chez les formes primitives, s'ossifie. Des éléments osseux dermiques s'ajoutent au splanchnocrâne et au neurocrâne.

Les rayons des nageoires, ou lépidotriches, sont segmentés. Il existe un parasphénoïde à la base du crâne.

Cette classe très étendue, dont la systématique est encore discutée, peut être divisée en trois sous-classes.

Sous-classe des Actinoptérygiens

Les Actinoptérygiens *(Actinopterygii)* sont des Vertébrés pisciformes pourvus d'un squelette ossifié. Ils possèdent une seule paire d'ouvertures branchiales; on observe le plus souvent des opercules composés d'éléments squelettiques osseux, en nombre variable selon les groupes. Ils n'ont pas d'hémisphères cérébraux, pas de fosses nasales ni de cloaque. Habituellement recouverte d'écailles dermiques imbriquées de type cycloïde ou cténoïde, la peau, chez certaines espèces, est nue ou bien cuirassée de plaques osseuses, grosses ou petites, rugueuses, granuleuses ou épineuses.

Les vertèbres sont le plus souvent arcocentriques et amphicœliques, mais chez de nombreuses espèces fossiles et quelques espèces vivantes, elles sont acentriques. Il existe généralement des côtes inférieures, et même parfois des côtes supérieures, attachées aux parapophyses, ou directement aux centres vertébraux. Chez les espèces dont l'organisation est moins poussée, il existe, au milieu des myoseptas, des os longs et fins, les arêtes, qui peuvent rester libres ou se rattacher aux côtes ou aux centres.

Les nageoires pectorales ont une insertion soit horizontale, soit oblique, soit enfin verticale. Dans certains cas, elles sont absentes.

Les nageoires ventrales, le plus souvent présentes (mais absentes, par exemple, chez tous les Anguilliformes), sont situées derrière les nageoires pectorales (ventrales abdominales), ou en dessous de celles-ci (ventrales thoraciques), ou encore en avant (ventrales jugulaires), ou même en position intermédiaire (par exemple, subthoracique).

La nageoire caudale peut être hétérocerque, géphyrocerque, pseudo-homocerque, ou homocerque; cette dernière forme est la plus fréquente chez les Actinoptérygiens vivant aujourd'hui; alors qu'elle est symétrique en apparence, elle présente le maximum de son asymétrie par rapport à l'axe vertébral; elle peut avoir une forme fourchue, bilobée, en croissant, quadrangulaire, triangulaire, arrondie, etc. Chez les Poissons anguilliformes, la nageoire caudale est confluente avec les nageoires dorsale et anale, toutes deux très longues.

La nageoire anale et la nageoire dorsale ont un développement équivalent chez les formes dont le centre de gravité se trouve sur l'axe longitudinal du corps. Si ce centre est au-dessus de l'axe longitudinal, la dorsale a un développement plus grand que l'anale; mais, quand le centre de gravité est en dessous de l'axe longitudinal, c'est la nageoire anale qui est la plus développée. On peut considérer que les formes nectoniques ont le plus souvent une forte nageoire dorsale, alors que les formes benthiques ont le plus fréquemment une forte nageoire anale.

Certains excellents nageurs peuvent abaisser leur nageoire dorsale dans un sillon, pour diminuer leur résistance à l'eau. Leur nage se fait le plus souvent par des battements latéraux de la caudale. Les autres nageoires servent le plus souvent, non pas de propulseurs, mais de stabilisateurs. Quand le corps est allongé, et serpentiforme ou rubané, il se déplace par mouvements ondulatoires.

Il existe chez certaines formes une vessie natatoire, qui peut communiquer (physostomes) ou non (physoclystes) avec l'œsophage, grâce au conduit pneumatique : le premier cas est généralement considéré comme un caractère primitif.

La reproduction est presque toujours ovipare, et la fécondation externe; toutefois, certaines espèces sont ovovivipares, alors que d'autres peuvent être pratiquement considérées comme vivipares : dans ces cas, la fécondation est interne et réalisée par les organes copulateurs mâles. Ceux-ci sont constitués par l'allongement soit de la papille génitale, soit des premiers rayons de la nageoire anale, et non par des modifications des nageoires ventrales, à la différence de ce qui a lieu chez les Sélaciens et chez les Holocéphales.

Les Actinoptérygiens comprennent la très grande majorité des Poissons. Ils sont répartis en quatre super-ordres, celui des Halecostomi, fossile, ne sera pas étudié.

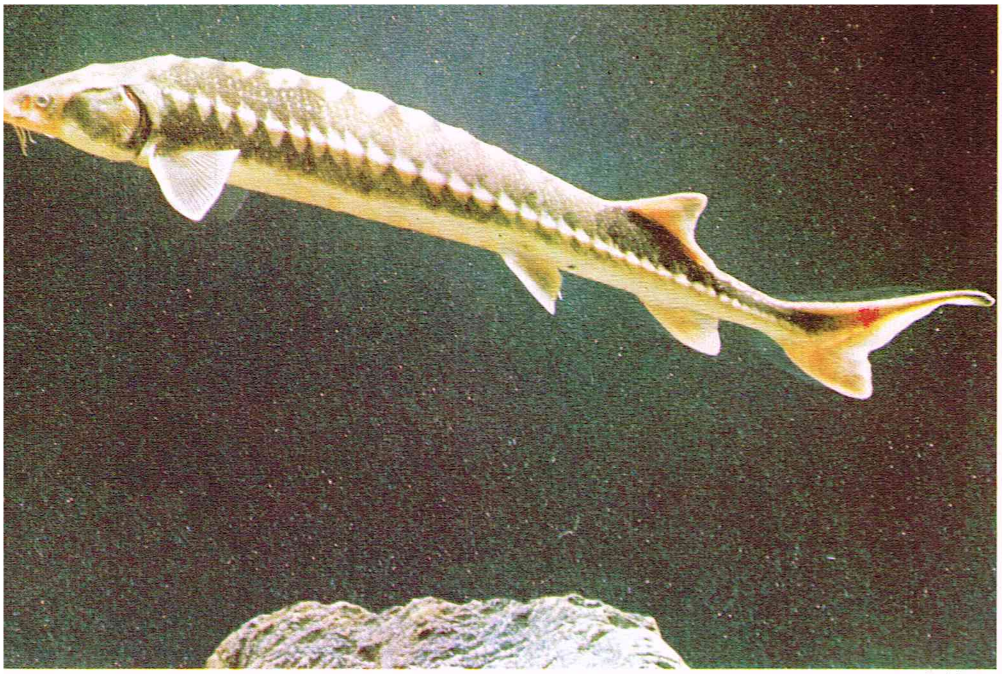
Super-ordre des Chondrostei

Ordre des Acipensériformes

Les Acipensériformes *(Acipenseriformes)* constituent l'ordre le moins évolué parmi les Ostéichthyens.

Leur dénomination « Chondrostei » dérive du fait qu'ils ont un endosquelette en grande partie cartilagineux, et que leur crâne possède un revêtement d'os cutanés. Les clavicules et les méso-coracoïdes sont présents. Les vertèbres sont acentriques.

Selon les groupes, la peau possède ou non des plaques osseuses. Les nageoires impaires n'ont pas de rayons épineux. Les nageoires ventrales sont abdominales; la nageoire caudale possède parfois des fulcres (ou fulcrums). Ce sont des écailles, disposées en séries sur le bord antérieur de la nageoire, terme de passage graduel



G. Mazza

▲ *Un Acipenséridé, ou esturgeon ; les représentants de cette famille, célèbres par leur caviar, sont largement répandus dans les eaux tempérées et froides de l'hémisphère boréal.*



J. Six

▶ *Les Amiiformes sont presque entièrement fossiles ; la seule espèce actuelle, véritable fossile vivant, est* Amia calva.

entre les écailles vraies et les lépidotriches, dont elles sont homologues.

Le museau, proéminent et pointu, porte chez certaines familles quatre courts barbillons à la face inférieure. La bouche, infère et protractile, peut s'allonger en tube, muni parfois de petites dents caduques.

Les Acipensériformes sont essentiellement détritivores, ou se nourrissent d'animalcules benthiques.

Actuellement, on en compte seulement deux familles, celles des Acipenséridés et des Polyodontidés.

Les **Acipenséridés** *(Acipenseridae)* sont les esturgeons proprement dits, célèbres par leur caviar. Ils ont un corps allongé, de section pentagonale, par suite de la présence de cinq séries longitudinales de plaques osseuses. Leur bouche est infère, protractile, petite, et toujours dépourvue de dents. Les narines sont constituées de deux fossettes latérales situées en avant des yeux. Il y a des barbillons en avant de la bouche. Les spiracles, présents chez certains genres comme *Acipenser*, manquent dans l'espèce *Scaphirhynchus platorhynchus*, par exemple.

Les Acipenséridés sont largement répandus dans les eaux tempérées et froides de l'hémisphère boréal. Certaines espèces, comme *Acipenser fulvescens* d'Amérique, habitent uniquement les eaux douces mais la majeure partie des formes sont migratrices ; elles se reproduisent dans les fleuves et vivent en mer.

Il existe quinze espèces en Europe et en Asie, neuf en Amérique du Nord, et en outre de nombreux hybrides entre les diverses espèces. Les genres *Acipenser, Huso, Scaphirhynchus, Kessleria* appartiennent à cette famille.

Les **Polyodontidés** *(Polyodontidae)* sont faciles à distinguer des Acipenséridés, car leur corps est presque totalement recouvert d'une peau nue et lisse, ou tout au plus d'écailles rudimentaires. Leur museau, très allongé, en forme de spatule ou à peu près conique, ne possède pas de barbillons. Ils ont un opercule (au sens large) rudimentaire. Leur bouche est large ; leurs mâchoires et leurs os palatins sont pourvus de nombreuses petites dents caduques.

La famille comprend actuellement deux genres et deux espèces seulement.

Polyodon spatula, le spatulaire, vit dans les eaux intérieures d'Amérique du Nord. Il atteint une longueur d'environ 2 m.

Psephurus gladius est localisé en Chine dans le bassin du fleuve Jaune ; il atteint 6 m de longueur.

Super-ordre des Holostei

Ordre des Amiiformes

Les Amiiformes *(Amiiformes)* ou Protospondylés forment un groupe presque entièrement fossile, qui ne comprend plus actuellement que la seule espèce *Amia calva*.

Les écailles des Holostei sont lépisostéoïdes ou cycloïdes. Leurs nageoires ne possèdent pas de rayons épineux. Les fulcrums ne sont pas toujours présents. Les nageoires ventrales sont abdominales.

On trouve des restes fossilisés au moins à partir du Permien ; au Paléozoïque, ils peuplèrent les eaux de l'Ancien et du Nouveau Monde, puis leur aire de diffusion se réduisit et ils disparurent à peu près complètement.

Amia calva, l'unique espèce de la famille des **Amiidés** *(Amiidae)* a des écailles cycloïdes. Ses nageoires ne possèdent pas de fulcrums, et sa caudale est arrondie. Ses vertèbres sont amphicœliques. Le cône artériel a plusieurs alvéoles. La vessie natatoire, pourvue d'un conduit, est alvéolée et capable de servir d'organe respiratoire accessoire pouvant utiliser l'oxygène atmosphérique. Il existe une valvule spirale rudimentaire dans l'intestin.

Répandue dans les eaux douces des États-Unis, l'amie est un exemple de Poisson osseux considéré comme un fossile vivant. Les mâles atteignent au total 50 cm de longueur, les femelles 70 cm : les premiers portent à la base de la nageoire caudale une belle tache noire bordée de rouge.

Ordre des Lépidostéiformes

Les écailles des Lépidostéiformes *(Lepidosteiformes)* sont d'un type particulier que l'on rencontre aussi chez d'autres ordres, par exemple chez des Amiiformes fossiles.

Ils sont recouverts de plaques osseuses losangiques, ganoïdes, disposées en séries régulières et formant une sorte de carapace continue.

Les nageoires, dépourvues de rayons épineux, possèdent des fulcres. Les ventrales sont abdominales.

Le museau est plus ou moins long et fin ; les Lépidostéiformes ont de fortes dents de prédateurs. Leur cœur est pourvu d'un cône artériel. Ils possèdent une vessie natatoire et une valvule spirale rudimentaire.

La famille des **Lépidostéidés** *(Lepidosteidae)* comprend l'unique genre *Lepidosteus* apparu au Crétacé. On en trouve aujourd'hui quelques espèces seulement, environ huit, habitant l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale ainsi que les eaux cubaines. La plus connue est *Lepidosteus osseus*. Ces Poissons sont d'excellents nageurs et des prédateurs voraces. Ils atteignent une longueur totale de 1,50 m et se déplacent souvent par bancs. Ils peuvent vivre vingt-cinq ans. Au printemps, mâles et femelles se rencontrent dans des eaux stagnantes et passent le reste de l'année dans des zones plus profondes. *Lepidosteus tristoechus*, espèce géante, peut atteindre exceptionnellement 3,50 m de longueur.

La famille est essentiellement dulçaquicole, mais certaines espèces se rendent aussi dans les eaux salées.

Super-ordre des Teleostomi

Ordre des Clupéiformes

Les Clupéiformes *(Clupeiformes)* ou Isospondyles *(Isospondyli)* constituent un ordre primitif, d'une très grande importance pour l'homme car il comprend certaines familles de grand intérêt économique.

Ces Poissons ont habituellement des écailles cycloïdes, qui, chez certaines formes éteintes, comportent des traces de ganoïne.

Les nageoires ne possèdent pas d'épines et les ventrales sont abdominales : il s'agit là de deux caractères primitifs.

La ceinture pectorale présente le plus souvent des méso-coracoïdes.

De nombreuses espèces sont dulçaquicoles : certaines sont migratrices; beaucoup sont marines et peuplent essentiellement les eaux profondes (eurybathes), et dans l'ensemble, plus fréquemment les eaux froides ou tempérées que les eaux chaudes.

Les Clupéiformes comprennent plusieurs sous-ordres et environ trente-cinq familles.

Sous-ordre des Clupéoïdes

Les Clupéoïdes *(Clupeoidei)* sont apparus au Crétacé. Leurs dents sont petites. Ils possèdent des oviductes et des méso-coracoïdes, mais n'ont pas de nageoire dorsale adipeuse. Leur dos est bleu-vert, métallique, et leur ventre argen é. Ils sont essentiellement grégaires.

Les **Élopidés** *(Elopidae)* ont des rayons branchiostèges très nombreux (vingt-sept à trente-cinq dans le genre *Elops*). Un os gulaire est présent.

Les **Mégalopidés** *(Megalopidae)* sont les tarpons, Poissons des eaux tropicales qui atteignent 2 m de long. *(Megalops atlanticus)* ; la larve est leptocéphalienne.

Les **Clupéidés** *(Clupeidae)* ont un corps allongé, souvent comprimé. La nageoire caudale est nettement fourchue. Le bord ventral est caréné, effilé et denticulé. Les écailles sont cycloïdes et facilement caduques. La bouche est protractile et étroite et est pourvue ou non de petites dents; l'ouverture branchiale est importante. Les branchiospines sont fines et longues. Les Clupéidés ne possèdent pas de ligne latérale.

L'importance des Clupéidés est décisive car on en pêche des quantités fantastiques : pour les harengs, par exemple, le produit annuel de la pêche dans l'océan Atlantique et les mers adjacentes est d'environ cinq milliards d'individus. Les genres les plus importants sont *Clupea, Sardina, Sardinella* et *Alosa*.

Clupea harengus, le hareng, est répandu dans l'océan Atlantique boréal et dans la mer du Nord, la mer Baltique, etc. Il se distingue par une mandibule en saillie et des opercules lisses. Les bancs de harengs effectuent des migrations verticales et d'amples déplacements horizontaux. Des études biométriques et de dynamique des populations ont fait ressortir l'existence de plusieurs races, caractérisées chacune par un nombre défini de vertèbres, de rayons dans les nageoires, une date pour la ponte des œufs, etc.

Sprattus sprattus, le sprat, rappelle beaucoup le hareng, mais il est cependant plus petit. On le trouve aussi dans la partie orientale de l'océan Atlantique, du Portugal à la Norvège. Le sprat remonte souvent les cours d'eau sur une certaine distance.

Sardina pilchardus, la sardine se rencontre dans les eaux atlantiques orientales, du Maroc à Madère, aux îles Canaries, à la mer du Nord, etc. Dans l'océan Atlantique, la sardine atteint 25 cm de longueur à six ou sept ans; dans la Méditerranée, elle est généralement plus petite.

Alosa alosa, l'alose vulgaire, se rencontre à l'ouest de la Méditerranée et dans le nord-est de l'océan Atlantique, du Maroc à la Norvège; *Alosa fallax,* l'alose feinte, vit à l'est de la Méditerranée et à l'est de l'Atlantique, jusqu'à la Norvège.

Sardinella aurita, l'allache, habite la Méditerranée et l'Atlantique tropical. Elle atteint jusqu'à 30 cm de longueur.

Les **Dussumiériidés** *(Dussumieriidae)* diffèrent des Clupéidés par leur bord ventral arrondi et dépourvu de carène. Il en existe une quinzaine d'espèces, réunies en quatre genres. Les plus courantes sont deux espèces du genre *Spratelloides,* répandues dans toute la partie tropicale de l'océan Indien et de l'océan Pacifique.



J.L.S. Dubois - Jacana

▲ ***Les Clupéoïdes représentent des quantités très importantes de pêche et comptent toutes les espèces de harengs, sardines, sprats et aloses, dont on voit ici l'espèce commune* Alosa alosa.**

Les **Engraulidés** *(Engraulidae)* ou anchois sont caractérisés par la forme plus ou moins oblique de leur bouche et sa position ventrale. Bien développés, leurs yeux sont protégés par des paupières adipeuses; leurs opercules sont fins et membraneux. Leur unique nageoire dorsale est insérée à peu près à mi-longueur; leurs ventrales sont abdominales, souvent opposées à la nageoire dorsale; la caudale est profondément incisée. Ces Poissons n'ont pas de nageoire dorsale adipeuse ni de ligne latérale. Chez la plupart des espèces, la longueur totale ne dépasse guère 15 cm.

Ces Poissons vivent toujours en bancs et se reproduisent généralement au printemps ou en été : leurs œufs sont pélagiques et éclosent en quelques jours. Ils vivent environ sept ans.

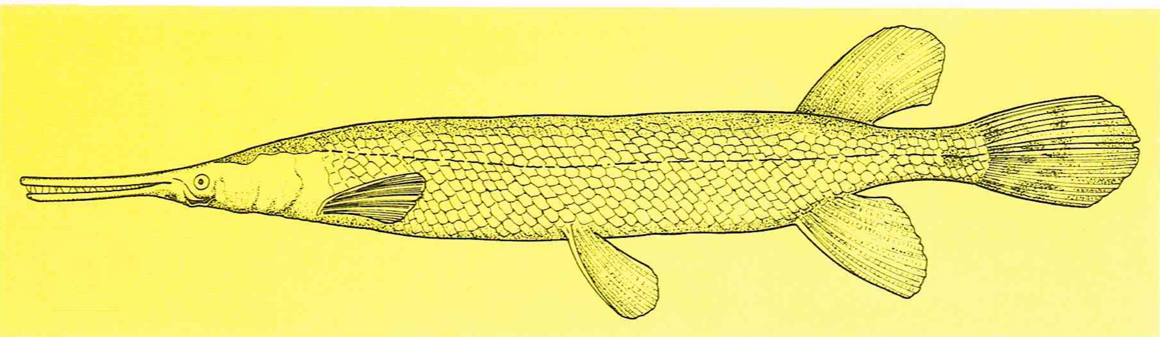
Il existe une centaine d'espèces d'Engraulidés, surtout dans les mers tropicales et tempérées; certaines sont adaptées aux eaux saumâtres et même aux eaux douces. On trouve abondamment dans la Méditerranée, l'Atlantique, la mer Baltique et la mer du Nord *Engraulis encrasicholus,* l'anchois proprement dit, activement pêché et objet d'un important commerce.

Sous-ordre des Salmonoïdes

Les Salmonoïdes *(Salmonoidei)* sont des formes qui possèdent pour la plupart une seconde nageoire dorsale, adipeuse. Leurs dents sont de tailles diverses. Les oviductes sont absents ou rudimentaires, en sorte que les œufs, chez la femelle, passent dans le cœlome et sortent par l'ouverture génitale, située derrière l'anus.

Les **Salmonidés** *(Salmonidae)* ont un corps plus ou moins allongé, et des écailles cycloïdes. Leur ligne latérale est bien visible; leur bouche est terminale, armée ou non de dents de différentes grandeurs. La nageoire dorsale, courte, se trouve en position médiane; on observe en outre une petite nageoire dorsale adipeuse.

S'il existe peu de genres dans cette famille, les espèces sont par contre nombreuses; la systématique des Salmonidés est des plus délicates. La grande majorité des formes vit au-delà du 40e parallèle nord.



I.G.D.A.

◀ **Lepidosteus osseus,** ***caractérisé par ses écailles ganoïdes, de structure particulière et de forme losangique.***



J. Six

▲ *Les Salmonoïdes ont le corps recouvert d'écailles cycloïdes; la grande majorité des formes vit au-delà du 40e parallèle nord, ici,* **Salmo irideus.**

Le genre le plus important est *Salmo,* dont la bouche bien développée est armée de dents robustes, coniques et aiguës.

Salmo salar, le saumon commun, est répandu dans l'Atlantique boréal, la mer du Nord et la mer Baltique. Il remonte les fleuves pour se reproduire en eau douce. Toutefois, les populations de certains lacs septentrionaux d'Europe et d'Amérique sont sédentaires, elles ne descendent jamais à la mer. Pendant la période de reproduction, on observe des changements de coloration et de forme, surtout chez les mâles, et plus chez les races migratrices que chez les sédentaires. Ce saumon vit au plus une dizaine d'années, durant lesquelles il se reproduit trois ou quatre fois. A l'époque de la ponte, il remonte les fleuves, en sautant les petites cascades, sans se nourrir. Quand les individus sont arrivés dans les eaux fraîches des petits cours d'eau de montagne, les femelles pondent leurs œufs (d'un diamètre voisin de 0,5 cm), qui éclosent pendant l'hiver. A l'âge de deux ans environ, les juvéniles redescendent vers les eaux salées. Les adultes peuvent atteindre 1,50 m de longueur.

Les truites appartiennent aussi au genre *Salmo*. Si l'on met à part *Salmo trutta fario,* la truite de torrent, originaire d'Europe et importée en Amérique du Nord, et *Salmo trutta lacustris,* la truite lacustre, qui habite la Scandinavie et les Alpes, deux espèces qui ne quittent pas les eaux douces, les autres truites ont généralement le même mode de vie que le saumon, et vivent tant dans la mer que dans les petites rivières fraîches.

Les *Oncorhynchus* sont caractérisés par la possession d'une nageoire anale plus longue que celle des *Salmo* et des rayons branchiostèges plus nombreux. Il s'agit de saumons de l'océan Pacifique boréal, qui se reproduisent une seule fois dans les fleuves; après quoi, ils meurent. Ils sont de grande taille et pèsent très lourd, comme *Oncorhynchus tshawytscha,* le saumon royal, qui atteint un poids de 45 kg. Ce Poisson a été introduit avec succès en Nouvelle-Zélande, où on le pêche activement. Les saumons de l'océan Pacifique sont typiquement anadromes; il est intéressant d'observer qu'ils peuvent retrouver, dans leur très grande majorité, leur lieu exact de naissance pour s'y reproduire, après avoir parcouru dans l'océan des centaines de kilomètres.

Salvelinus fontinalis, le saumon de fontaine, possède des taches roses sur les côtés et le bord antérieur de ses nageoires ventrales et anale est de couleur blanche. Des formes de cette espèce, répandues le long des côtes septentrionales d'Amérique du Nord, notamment au Canada, émigrent dans la mer. Dans l'ouest de l'Amérique du Nord, de l'Alaska à la Californie, ce saumon est remplacé par une espèce très proche, *Salvelinus malma*.

Les **Thymallidés** *(Thymallidae)* se reconnaissent facilement à leur longue nageoire dorsale et à leur bouche très petite. Ils peuplent les eaux douces d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie et pondent leurs œufs au printemps, sur les fonds sableux ou caillouteux. *Thymallus thymallus,* l'ombre, se trouve en Europe centro-septentrionale.

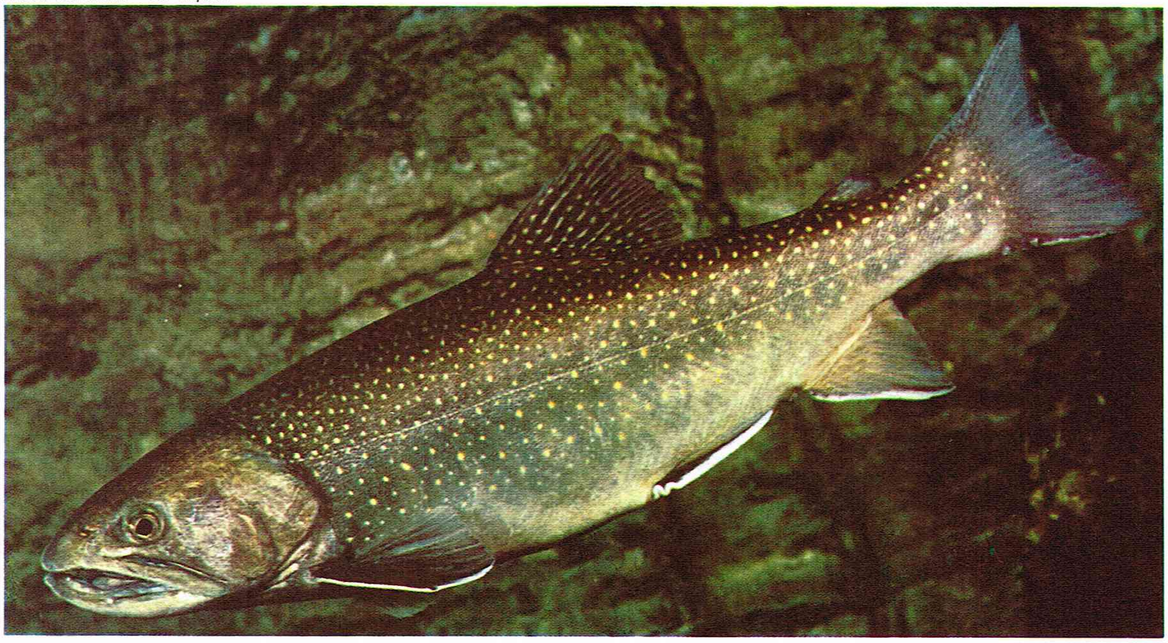
Les **Corégonidés** *(Coregonidae)* sont très proches des Salmonidés, et répandus dans l'hémisphère septentrional. Ces Poissons possèdent une nageoire dorsale adipeuse; leurs écailles sont grosses; leur bouche est petite. On les distingue facilement des Thymallidés à leur première nageoire dorsale plus petite, et à leur couleur générale, argentée, plus foncée sur le dos. La majeure partie des espèces est dulçaquicole, mais certaines vivent en mer et émigrent dans les eaux douces à l'époque de la reproduction, le plus souvent en automne. *Coregonus lavaretus,* le lavaret ou powan, habite les eaux douces du nord de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique, et *Coregonus oxyrhynchus,* la féra ou houting, des lacs des pays nordiques et de la Russie septentrionale, se trouve aussi dans les embouchures des fleuves de la mer Baltique et de la mer du Nord.

Sous-ordre des Stomiatoïdes

Les Stomiatoïdes *(Stomiatoidei)* ont souvent une nageoire dorsale adipeuse. Ils sont marins et surtout bathyphiles ou eurybathes. Leurs yeux sont le plus souvent assez gros. Leur squelette est faiblement calcifié. Ils possèdent presque toujours des photophores, comme souvent chez les groupes des eaux profondes. Ce sous-ordre comprend une dizaine de familles.

Les **Sternoptychidés** *(Sternoptychidae)* comprennent une quinzaine d'espèces, qu'on appelle vulgairement des haches d'argent, car leur tête et leur tronc sont hauts et

Bruce Coleman - N. Myers



▶ *Les Poissons possèdent des organes récepteurs, alignés longitudinalement sur les côtés du corps, constituant la ligne latérale, ou système latéral, que l'on voit ici nettement sur un Salmonidé,* **Salvelinus fontinalis.**

comprimés, et leur pédoncule caudal est bas ; elles sont de couleur argentée. Ces Poissons possèdent de nombreux photophores. Ils ne dépassent pas 10 cm de longueur. Ils sont bathyphiles et habitent les eaux tropicales et tempérées.

Les **Stomiatidés** *(Stomiatidae)* comportent environ huit espèces dont la distribution géographique est vaste. C'est le cas de *Stomias boa,* forme très allongée, aux nombreux photophores disposés latéralement et ventralement ; ses dents sont grosses, et sa mandibule porte un barbillon avec une tache rouge à l'extrémité.

Les **Chauliodontidés** *(Chauliodontidae)* ne comprennent que le genre *Chauliodus.* Ils habitent les eaux profondes des mers chaudes et froides, et accomplissent des déplacement verticaux, sans jamais venir en surface ; pendant le jour, ils vivent entre 2 300 et 450 m de profondeur, pour remonter la nuit au-dessus de 400 m.



G. Mazza

▲ *Le brochet* **(Esox lucius)** *est un Poisson à très vaste distribution géographique ; on le rencontre dans les eaux douces d'Europe et d'Amérique du Nord.*

Sous-ordre des Ésocoïdes

Les Ésocoïdes *(Esocoidei)* sont caractérisés par la possession d'une ceinture pectorale dépourvue de méso-coracoïde.

Uniquement dulçaquicole et limité à l'hémisphère boréal, ce sous-ordre est constitué par trois familles, avec au total une douzaine d'espèces.

Les **Ésocidés** *(Esocidae)* comprennent environ cinq espèces, qui appartiennent toutes au genre *Esox.* Ces Poissons, plus ou moins marbrés, ont un museau allongé et déprimé, en bec de canard, avec de fortes dents pointues. Leur nageoire dorsale est insérée en arrière. Ce sont tous des prédateurs voraces, surtout ichthyophages, capables de capturer aussi des grenouilles, de petits Oiseaux et de petits Mammifères.

L'espèce la plus répandue est *Esox lucius,* le brochet, qui habite de nombreuses régions d'Eurasie et une grande partie du continent nord-américain. Il peut atteindre en quinze ans 128 cm pour un poids de 19,2 kg.

Sous-ordre des Notoptéroïdes

Les **Notoptéridés** *(Notopteridae)* comprennent quatre espèces, appartenant à deux genres, toutes dulçaquicoles et répandues en Asie méridionale ou en Afrique. On les reconnaît facilement à leur très longue et haute nageoire anale, qui va de la région pectorale à l'extrémité de la queue. Celle-ci sert de propulseur principal. Chez le genre type *Notopterus,* on observe également une petite nageoire dorsale, qui fait office de gouvernail. Les deux espèces asiatiques, elles aussi du même genre, sont très importantes du point de vue commercial, car elles sont comestibles et très savoureuses. *Xenomystus nigri,* l'une des deux espèces africaines, de nature peu farouche, peut être élevée en aquarium.

Sous-ordre des Mormyroïdes

Le sous-ordre des Mormyroïdes *(Mormyroidei)* est constitué par une unique famille ; d'aucuns le considèrent comme un ordre.

Les **Mormyridés** *(Mormyridae)* habitent les eaux intérieures d'Afrique ; ils comprennent environ vingt genres et plus de cent dix espèces, toutes caractérisées par un pédoncule caudal long et fin, une queue profondément fourchue, une unique nageoire dorsale et une nageoire anale opposée, ces deux nageoires impaires assez semblables étant implantées très en arrière du corps.

On observe de grandes variations de forme et de taille du museau : alors que *Gnathonemus curvirostris,* le Poisson à trompe d'éléphant, possède une sorte de trompe très longue et recourbée vers le bas, au bout de laquelle s'ouvre une petite bouche, la lèvre inférieure de *Gnathonemus petersi* est allongée et flexible ; les espèces du genre *Marcusenius* ont un museau arrondi et court, la bouche étant placée en position ventrale. De nombreuses espèces, sinon toutes, produisent des décharges électriques.

Sous-ordre des Ostéoglossoïdes

Les Ostéoglossoïdes *(Osteoglossoidei)* comprennent deux familles, que certains auteurs élèvent au rang de deux sous-ordres distincts.

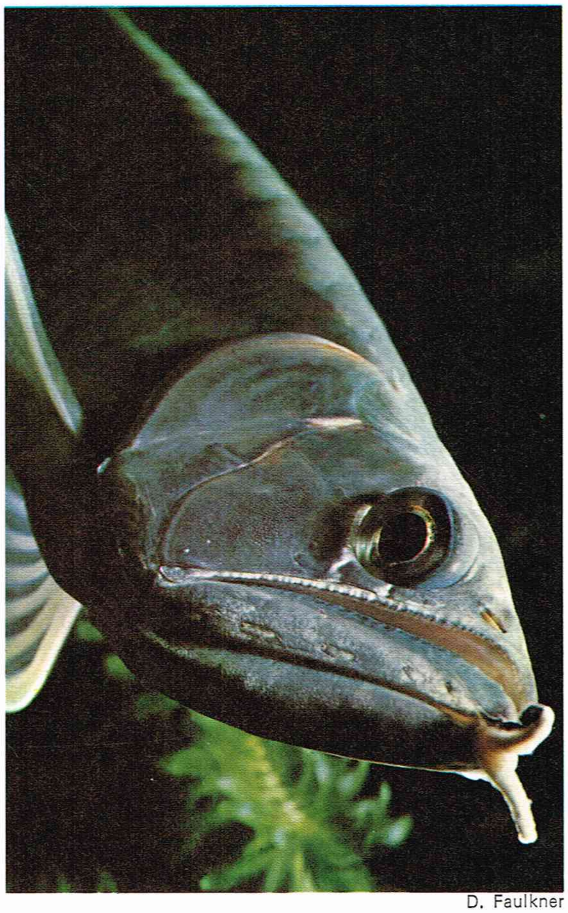
Les **Ostéoglossidés** *(Osteoglossidae)* tirent leur nom de la forte structure osseuse qui supporte leur langue. Cette famille groupe quatre genres et cinq espèces des eaux douces d'Afrique, d'Amérique du Sud et de la région malayo-australienne. Ces Poissons ont des écailles en

C. Bevilacqua



◀ *Le poisson-éléphant,* **Gnathonemus petersi,** *dont on remarque, ici, la lèvre inférieure très allongée.*

▶ ***Tête cuirassée d'un arawana* (Osteoglossum bicirrhosum) *d'Amérique du Sud.***



D. Faulkner

saillie et de gros yeux. Leur tête est cuirassée. Leurs nageoires dorsale et anale sont situées très en arrière.

La plus grosse espèce est *Arapaima gigas,* l'arapaima géant, d'Amazonie, qui peut exceptionnellement atteindre 4,50 m de longueur.

Les **Pantodontidés** *(Pantodontidae)* comprennent l'unique espèce *Pantodon buchholzi,* le pantodon ou poisson-papillon, qui habite les eaux intérieures d'Afrique occidentale. Il a pour particularité d'effectuer des sauts hors de l'eau, jusqu'à 1,80 m de hauteur, et de planer ensuite grâce à ses nageoires pectorales très développées.

Sous-ordre des Gonorhynchoïdes

Les Gonorhynchoïdes *(Gonorhynchoidei)* ne renferment qu'une seule famille.

Les **Gonorhynchidés** *(Gonorhynchidae)* comprennent un seul genre et sans doute une seule espèce, *Gonorhynchus gonorhynchus,* le gonorhynque, Poisson élancé, à peu près anguilliforme, et long de 0,50 m au maximum. Son museau est allongé, avec une bouche ventrale et un unique barbillon. On le rencontre dans les eaux côtières du Japon, de Nouvelle-Zélande, des îles Hawaï et d'Afrique du Sud.

Ordre des Scopéliformes

Les Scopéliformes *(Scopeliformes)* sont constitués d'environ trois cents espèces connues, essentiellement eurybathes ou bathyphiles. Leurs nageoires ne possèdent pas de rayons épineux. Les ventrales sont abdominales. Il existe souvent une petite nageoire adipeuse sur le pédoncule caudal même. La vessie natatoire est généralement absente.

Sous-ordre des Myctophoïdes

Les Myctophoïdes *(Myctophoidei)* comprennent sept familles.

Les **Synodontidés** *(Synodontidae)* comprennent une quarantaine d'espèces, dont la tête rappelle quelque peu celle d'un lézard. Ces Poissons sont assez faciles à élever en aquarium, notamment les genres *Saurida, Synodus,* et *Trachinocephalus,* bien qu'on soit obligé de les nourrir de Poissons vivants.

Les **Aulopidés** *(Aulopidae)* rappellent beaucoup la famille précédente, mais les cinq espèces qu'ils comprennent, pourvues d'une petite nageoire adipeuse sur le pédoncule caudal, ont une tête plus courte, une nageoire dorsale plus longue, et quelques autres caractères différents.

Les **Chlorophthalmidés** *(Chlorophthalmidae)* doivent leur nom à la coloration verdâtre de leurs gros yeux. Il existe une douzaine d'espèces environ, à nageoires ventrales à peu près thoraciques, et dont la dorsale adipeuse est opposée à la nageoire anale. On trouve dans tous les océans *Chlorophthalmus agassizi* qui mesure au maximum 25 cm.

Les **Bathyptéroïdés** *(Bathypteroidae)* ont de très longs rayons au début des nageoires ventrales, et pour certains au lobe inférieur de la caudale et aux pectorales : il s'agit sans doute d'un caractère sexuel secondaire.

Les **Myctophidés** *(Myctophidae)* comptent environ cent cinquante espèces, dont certaines sont très abondantes. Essentiellement eurybathes, ils accomplissent d'importantes migrations verticales journalières, gagnant la surface pendant la nuit et redescendant en profondeur pendant le jour. Ils sont pour la plupart eurythermes. De taille modeste (longueur maximale de 7 à 15 cm), leur forme est assez semblable à celle des Clupéidés ; ils sont bleuâtres ou gris bleuâtre, foncés sur le dos, et argentés sur le ventre, avec une série de photophores.

Sous-ordre des Alépisauroïdes

Les **Paralépididés** *(Paralepididae)* ou **Sudidés** *(Sudidae)* comprennent environ dix genres, caractérisés par l'extrême allongement de leur corps, l'absence de photophores, et leur coloration entièrement blanc rosé ou brunâtre, ou encore grisâtre dorsalement et blanche ventralement. Leur denture est le plus souvent robuste.

Ces formes vivent surtout dans les eaux profondes (on les rencontre jusqu'à 3 000 m de profondeur), bien que certaines espèces des genres *Lestidium* et *Paralepis* accomplissent des migrations verticales, remontant dans les eaux superficielles pendant la nuit.

Les **Alépisauridés** *(Alepisauridae)* sont constitués par deux espèces : *Alepisaurus ferox* de l'Atlantique tropical et tempéré et de la Méditerranée, et *Alepisaurus borealis,* des régions tropicales et tempérées de l'océan Pacifique. Ces espèces ont un corps très allongé, mesurant environ 2 m de longueur. Elles sont voraces et l'étude de leur contenu stomacal est très intéressante à faire, car on y trouve de nombreux Poissons et Céphalopodes des profondeurs.

Ordre des Saccopharyngiformes

Les Saccopharyngiformes *(Saccopharyngiformes)* sont des Poissons bathypélagiques, anguilliformes, à peau nue. Leur bouche est énorme, et leurs mâchoires allongées à l'extrême. Toutes les espèces sont dépourvues d'os operculaires et de rayons branchiostèges ainsi que de vessie natatoire et de nageoires pelviennes.

Les **Saccopharyngidés** *(Saccopharyngidae)* se répartissent largement dans les océans à des profondeurs supérieures à 500 m. Le genre *Saccopharynx* possède de nombreuses dents aiguës et un estomac ample et dilatable. L'étude du contenu stomacal révèle que ces Poissons sont de voraces prédateurs.

Ordre des Cypriniformes

Cet ordre est à peu près entièrement limité aux eaux douces et comprend plus de six mille espèces. Il est cosmopolite, manquant seulement dans l'Antarctide et en Australie. Il est apparu à l'Oligocène.

Les écailles, quand elles existent, sont presque toujours cycloïdes. Les nageoires ventrales sont abdominales ; la caudale est homocerque ; seuls le premier rayon de la nageoire dorsale et celui de la nageoire anale peuvent être spiniformes. Ces Poissons sont le plus souvent physostomes et possèdent des osselets de Weber.

Les **Characidés** *(Characidae)* sont actuellement répartis par certains auteurs en six familles ou plus, avec au

total une trentaine de sous-familles. Ces Poissons peuplent les eaux intérieures de l'Amérique centrale et de l'Amérique du Sud, ainsi que de l'Afrique tropicale; ils rappellent vaguement les Cyprinidés, bien qu'ils possèdent le plus souvent des dents maxillaires, mais ils sont dépourvus de dents pharyngiennes spécialisées. Ils possèdent généralement une petite nageoire dorsale adipeuse.

Certaines espèces sont herbivores, d'autres carnivores, et d'autres encore omnivores. Les genres *Serrasalmo, Rooseveltiella* et *Pygocentrus,* d'Amérique du Sud tropicale, comprennent les piranhas (ou pirañas) qui, en bandes nombreuses, s'attaquent aux Animaux qui s'aventurent dans l'eau. Les genres *Metynnis, Myleus, Mylossoma* et *Colossoma* en sont relativement proches.

Les **Gymnotidés** *(Gymnotidae)* sont assez voisins des Characidés, mais les individus sont plus allongés, ne possèdent pas de nageoire dorsale ou ventrale, et la plupart d'entre eux ont des organes électriques.

La distribution géographique de la cinquantaine d'espèces qui constituent la famille s'étend, dans l'ensemble, du Guatemala au Rio de La Plata. *Electrophorus electricus,* l'anguille électrique d'Amérique du Sud, tire son oxygène de l'air, en sorte qu'elle doit se porter en surface tous les quarts d'heure au moins, sinon elle s'asphyxierait. Elle respire par l'intermédiaire d'un tissu vasculaire situé dans la bouche.

Les **Cyprinidés** *(Cyprinidae)* comprennent plus de douze cents espèces répandues dans toutes les zones tropicales et tempérées, à l'exception de l'Amérique du Sud, de l'Australie, de l'Antarctique, de Madagascar, et de nombreuses îles.

Comme ils sont essentiellement dulçaquicoles, ces Poissons sont généralement absents des îles et des archipels qui se sont séparés des continents à des périodes géologiques antérieures à l'apparition de ce groupe.

Certains Cyprinidés vivent dans des eaux de mer que l'apport de cours d'eau ou de glaciers d'origine continentale a beaucoup adoucies, par exemple dans la mer Baltique, et même en certains points des côtes méditerranéennes (lagunes et étangs saumâtres) où se déversent d'importants fleuves ou torrents. On observe en Extrême-Orient, dans des eaux de mer de densité moyenne, une espèce qui doit aller pour se reproduire dans des eaux dont la salinité n'est pas supérieure à 10 °/₀₀.

Ces Poissons sont généralement allongés et un peu comprimés. Ils présentent une unique nageoire dorsale tronquée et dépourvue le plus souvent de rayons spiniformes à l'exception de certaines formes chez lesquelles le premier rayon est dur. Chez quelques espèces, le premier lépidotriche de la nageoire anale est spiniforme. La nageoire caudale est plus ou moins bilobée. La ligne latérale est plus fréquemment complète qu'incomplète. La tête est nue; les mâchoires et les autres os de la cavité orale sont dépourvus de dents; les os pharyngiens présentent, en une ou deux rangées, un nombre variable de structures caractéristiques, appelées dents pharyngiennes, qui représentent souvent un caractère taxonomique très important.

Mis à part quelques exceptions, les Cyprinidés ont des écailles cycloïdes, très développées, difficilement caduques; ils portent souvent des barbillons près de la bouche.

Pendant la période de reproduction, nombre d'espèces voient se développer sur leur tête, sur leur dos ou sur la partie supérieure des côtés de nombreuses formations cutanées cornées, appelées tubercules nuptiaux ou organes perliformes. Ceux-ci sont caractéristiques des mâles, bien qu'ils apparaissent aussi chez les femelles de certaines formes.

Chez la grande majorité des espèces, le régime est omnivore; une assez forte proportion est herbivore; rares sont celles qu'on peut considérer comme uniquement carnivores.

Il existe dans les eaux européennes une vingtaine de genres et quatre-vingts espèces environ, dont certaines ont une distribution géographique étendue et sont fréquemment différenciées en sous-espèces, alors que d'autres sont confinées à des territoires restreints.

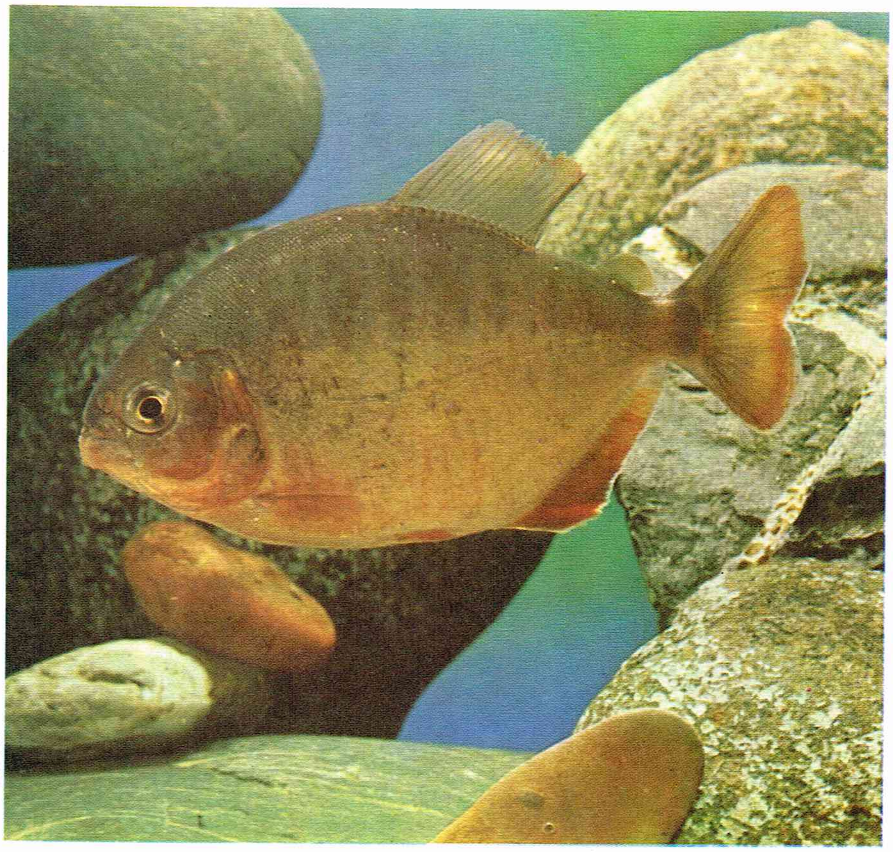
Cyprinus carpio, la carpe, possède quatre barbillons; sur ses nageoires dorsale et anale, le premier rayon est spiniforme. Elle peut atteindre une longueur d'1 m et un poids d'environ 20 kg. Elle est probablement originaire d'Asie, mais aujourd'hui elle est présente dans une



A. Margiocco

▲ **Leporinus fasciatus** *(Characidés) des eaux douces du bassin de l'Amazone, dont on observera les zébrures régulières; le genre comprend des espèces de grande taille et agressives.*

▼ *Un piranha* **(Serrasalmo sp.)** *vivant dans l'Amazone.*



C. Bevilacqua



G. Mazza



C. Bevilacqua

▲ *A gauche, une ablette (Alburnus alburnus) dépourvue de barbillon; à droite, un cyprin doré (Carassius auratus) en livrée noire; les cyprins, ou poissons rouges, sont très communément élevés.*

▼ *A gauche, le barbeau (Barbus barbus plebejus) vit dans les fleuves et les lacs en Italie; à droite, une loche du genre Cobitis, représenté en Europe par une dizaine d'espèces, dont certaines habitent nos régions.*

grande partie du monde, et offre de nombreuses variétés. La variété commune a le corps entièrement recouvert d'écailles. La carpe miroir possède trois rangées de grosses écailles le long du corps. Quant à la carpe cuir, elle a la peau totalement nue.

Tinca tinca, la tanche, n'a que deux barbillons. Elle est commune dans les eaux douces de presque toute l'Europe et d'une partie de l'Asie occidentale, vivant dans les cours d'eau tranquilles ou dans les étangs à fond vaseux. Elle atteint 35 cm de longueur et pèse un peu plus d'1 kg.

Barbus barbus, le barbeau commun, qui possède quatre barbillons et atteint 60 cm de longueur, vit dans les fleuves et les lacs de l'Europe centrale et occidentale, notamment en France.

Phoxinus phoxinus, le vairon, habite communément les ruisseaux et les rivières de plaine, plus souvent encore les petits lacs et cours d'eau de montagne. On le rencontre dans une grande partie de l'Europe et en Asie occidentale. Il est dépourvu de barbillons, de même que de nombreuses autres espèces comme *Rutilus rubilio,* le gardon d'Europe méridionale, *Leuciscus souffia,* le blageon, *Leuciscus cephalus,* le chevaine, *Scardinius erythrophthalmus,* le rotengle, et *Alburnus alburnus,* l'ablette.

Carassius auratus, le carassin ou poisson rouge, présente une nageoire dorsale et une nageoire anale dont le premier rayon est spiniforme, comme chez la carpe, mais il ne possède pas de barbillons. Originaire de Chine, il a été exporté dans le monde entier. A l'état sauvage, il est de couleur brun verdâtre, mais il a subi des mutations. La carpe et le poisson rouge donnent des hybrides entre eux.

Les **Catostomidés** *(Catostomidae)* comprennent une centaine d'espèces, des eaux douces d'Amérique du Nord et d'Asie orientale, reconnaissables à leurs mâchoires dépourvues de dents et à leur bouche protractile et ventrale.

Certaines espèces du genre type *Catostomus* atteignent une longueur totale maximale de 70 cm, comme *C. catostomus,* le suceur rouge d'Amérique du Nord.

Les **Cobitidés** *(Cobitidae)* couvrent d'innombrables espèces, dont beaucoup sont riches en sous-espèces. On les trouve dans les eaux intérieures de l'Ancien Monde. Tous les Cobitidés ont une forme assez allongée, cylindrique, et de diamètre égal sur toute la longueur du corps. Ils ne possèdent pas de maxillaires; six barbillons entourent la bouche. Ils n'ont aucun rayon spiniforme. Quand elles ne manquent pas, leurs écailles sont minuscules.

Les Cobitidés présentent plus ou moins une sorte de respiration intestinale; l'air aspiré en surface est absorbé par les vaisseaux sanguins de l'épithélium intestinal. Ils peuvent donc peupler des eaux faiblement oxygénées.

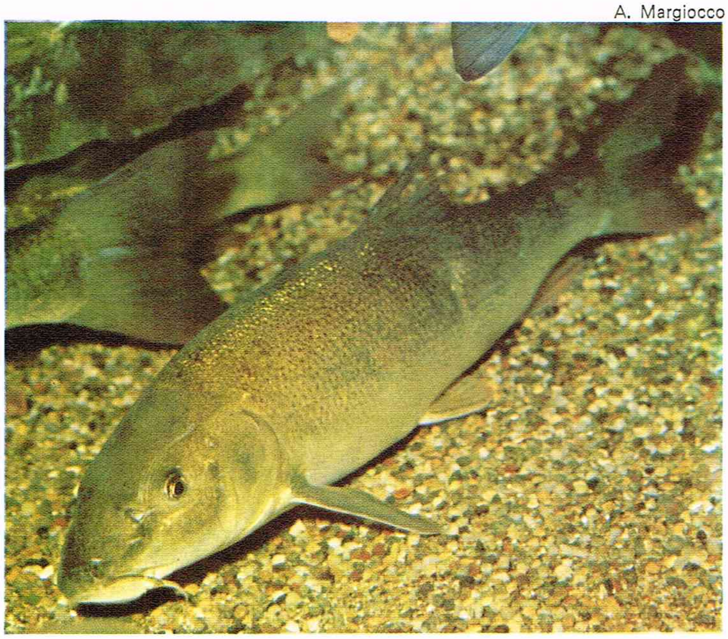
Cobitis, le genre le plus commun, est pourvu d'une épine suboculaire mobile et est représenté en Europe par une dizaine d'espèces, dont certaines habitent nos régions.

Cobitis taenia, la loche de rivière, vit en Europe, en Afrique du Nord, en Transcaucasie orientale et dans certaines zones de la Turquie; il existe de nombreuses races géographiques.

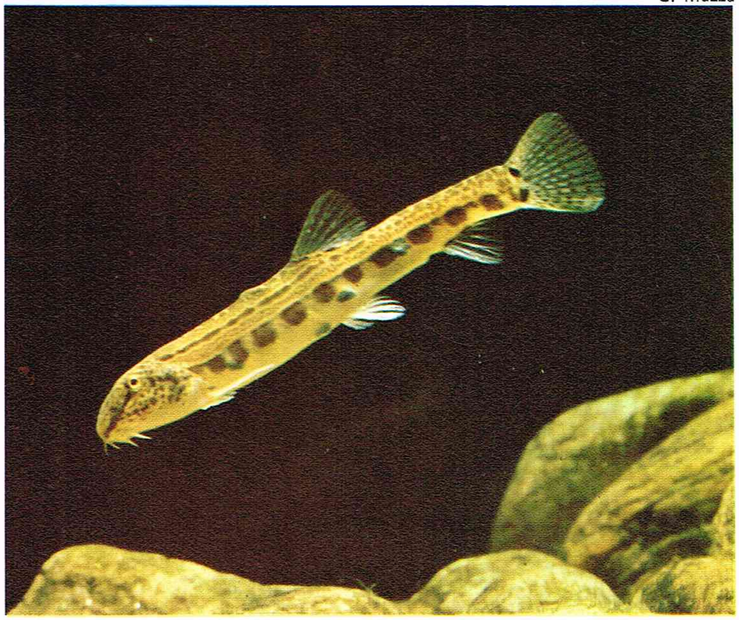
Misgurnus fossilis, la loche d'étang, atteint une longueur maximale de 50 cm, et habite l'Europe centrale et occidentale.

Les **Homaloptéridés** *(Homalopteridae)* sont au nombre d'une soixantaine d'espèces. Ils présentent un cas intéressant d'adaptation au milieu, car ils sont communs dans les cours d'eau à régime torrentiel d'Asie et de la région indo-australienne; ils possèdent des nageoires paires discoïdales, formant ventouse, qui leur permettent de se fixer fermement à des substratums solides. En outre, de nombreuses espèces ont développé des dilatations du pharynx et des chambres branchiales, où elles conservent de petites quantités d'air qui facilitent leur respiration.

A. Margiocco



G. Mazza





C. Bevilacqua

▲ **Un Corydoras;** ***les espèces de ce genre, très nombreuses, sont pour la plupart facilement élevées en aquarium.***

Ordre des Siluriformes

Les Siluriformes *(Siluriformes)* sont aussi appelés Nématognathes, car ils portent entre une et quatre paires de barbillons, souvent très longs. On les nomme aussi vulgairement poissons-chats ou silures.

Selon les groupes, leur peau est plus ou moins nue ou recouverte de plaques osseuses, caractère sur lequel se fonde leur classification.

Le premier rayon des nageoires pectorales et de la dorsale est souvent une robuste épine, parfois dentelée sur les bords et pourvue de glandes venimeuses. Les nageoires ventrales sont abdominales. La caudale est homocerque. La dorsale adipeuse est souvent présente, parfois bien développée. Il s'agit de physostomes, et ils possèdent des *osselets de Weber :* ce sont donc des Ostariophysies.

Leur aire géographique de distribution est vaste, essentiellement tropicale et subtropicale, aussi bien en eaux douces qu'en mer, en Amérique centrale et du Sud, en Asie et en Afrique. Il existe une seule espèce autochtone européenne. Les deux mille espèces connues actuellement sont réparties, selon les auteurs, en vingt-cinq à trente familles.

Les familles des Doradidés, Callichthyidés et Loricariidés forment le groupe des Siluroïdes cuirassés d'Amérique du Sud.

Les **Doradidés** *(Doradidae)* se distinguent facilement des autres Siluroïdes car leur cuirasse est composée d'une seule rangée de plaques dermiques osseuses situées le long des côtés, à mi-hauteur. Ils possèdent de quatre à six barbillons. On les nomme vulgairement poissons-marcheurs; ils ont en effet la capacité de se déplacer sur le sol émergé pour se rendre d'un cours d'eau à l'autre à l'aide de leurs nageoires pectorales. Celles-ci sont robustes et ont un premier rayon fort, dentelé et pourvu de glandes venimeuses.

Acanthodoras spinosissimus, le silure épineux, de la moyenne Amazone, atteint une longueur totale de 20 cm.

Les **Callichthyidés** *(Callichthyidae)* sont protégés par une cuirasse lisse, constituée par des plaques osseuses dermiques sur le tronc et la queue, réparties en deux rangées longitudinales de chaque côté et confluant à mi-hauteur. Leur grosse tête est aussi cuirassée. Ces Poissons portent deux barbillons à la mâchoire supérieure, et certaines espèces en possèdent deux autres à la mâchoire inférieure. Le premier rayon des nageoires pectorales et dorsales est spiniforme. Les espèces du genre *Corydoras,* au nombre de plusieurs dizaines, peuvent pour la plupart être élevées en aquarium.

Callichthys callichthys, le silure cuirassé du Brésil, atteint une longueur de 20 cm. Selon certains auteurs, il peut quitter le milieu aquatique pour se rendre d'un cours d'eau à un autre en se traînant sur la terre émergée. Son tube digestif largement vascularisé lui permettrait, en effet, de respirer l'oxygène atmosphérique.

Le corps des **Loricariidés** est recouvert d'une armature de plaques osseuses imbriquées. *Plecostomus, Otocinclus, Loricaria, Panaque* et d'autres formes sont essentiellement holophages; quant aux espèces du genre *Farlowella,* elles sont surtout végétariennes.

Les Asprédinidés, Clariidés, Siluridés et Pimélodidés appartiennent au groupe des Siluroïdes américains nus; ils sont dépourvus de cuirasse osseuse dermique, au moins sur une partie du tronc.

Les **Asprédinidés** *(Aspredinidae),* ou **Bunocéphalidés,** sont sud-américains; la plupart d'entre eux sont dulçaquicoles, bien que quelques-uns vivent dans les eaux saumâtres et salées. La femelle d'*Aspredinichthys tibicen* développe à l'époque du frai des tentacules spongieux, sur lesquels adhèrent les œufs fécondés.

Les **Clariidés** *(Clariidae)* possèdent des organes respiratoires accessoires, arborescents, reliés aux deuxièmes et quatrièmes arcs branchiaux, et logés dans des cavités communiquant avec les chambres branchiales. Leurs branchies seraient atrophiées au point d'être physiologiquement inutiles, de sorte que les individus se noieraient s'ils étaient empêchés de venir respirer en surface.



D. Faulkner

▲ *Les Poissons du genre* **Bunocephalus,** *d'Amérique du Sud, sont partiellement dépourvus de cuirasse osseuse dermique et présentent des formes étranges.*

Ces Poissons sont originaires des eaux intérieures d'Afrique et des Indes orientales. *Clarias batrachus,* autochtone en Inde, à Ceylan, en Birmanie, etc., a été introduit dans certaines des îles Mariannes et Hawaï. Des espèces comme *Clarias lazera* d'Afrique se rencontrent jusque dans des puits de zones désertiques. Lors des périodes de sécheresse, elles survivent à l'état léthargique dans la vase.

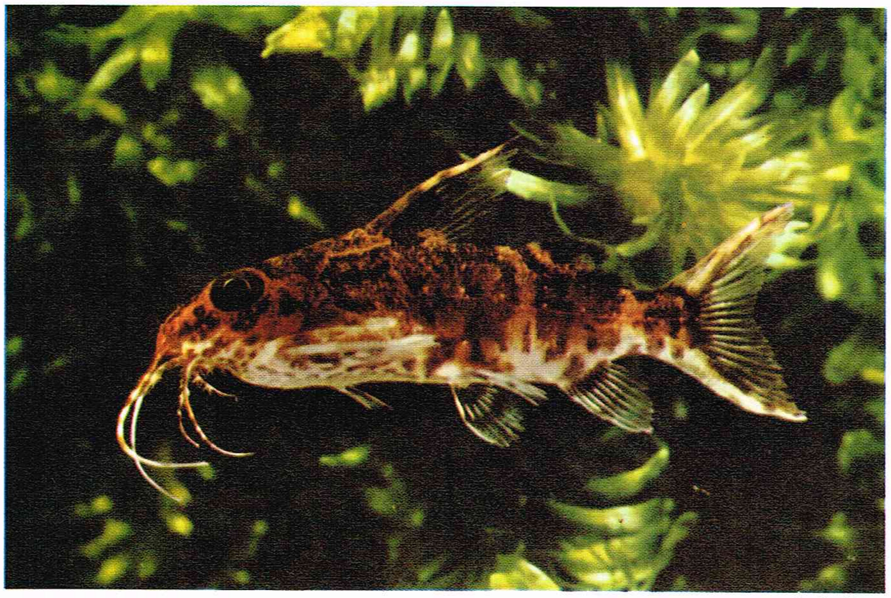
Les **Siluridés** *(Siluridae)* habitent les eaux douces d'une bonne partie de l'Ancien Monde. Ils portent une paire de barbillons à la mâchoire supérieure, et une ou plusieurs paires à la mâchoire inférieure. La nageoire dorsale, quand elle n'est pas absente, est très courte et il n'y a jamais de dorsale adipeuse.

Silurus glanis habite l'Europe centrale. Il peut atteindre une longueur totale de 3 à 4 m pour 200 kg. C'est, après l'esturgeon, le plus gros Poisson des eaux intérieures de notre continent; on le trouve aussi dans une partie de l'Asie.

Les **Pimélodidés** *(Pimelodidae),* répandus au Mexique et dans la plus grande partie de l'Amérique du Sud, possèdent des barbillons très longs (le plus souvent trois paires) et une nageoire dorsale adipeuse. Le premier rayon de la première dorsale et des nageoires pectorales est spiniforme.

Pimelodus clarias, qui atteint une longueur d'environ 30 cm, se trouve dans une aire comprise entre Panama et le Rio de La Plata. C'est pendant la nuit qu'il est en activité.

▼ *Un* **Synodontis** *des eaux intérieures de l'Afrique tropicale; une espèce de ce genre,* **S. nigriventris** *nage habituellement sur le dos.*



D. Faulkner

Les **Mochocidés** *(Mochocidae),* limités aux eaux intérieures de l'Afrique tropicale, possèdent une cuirasse osseuse qui abrite la tête et la partie antérieure du tronc. Ils ont des barbillons dont certains au moins sont ramifiés, et une nageoire dorsale adipeuse. Parmi les cinq espèces du genre type *Synodontis,* l'espèce *Synodontis nigriventris* nage habituellement le ventre en l'air.

Les **Ictaluridés** *(Ictaluridae),* groupés en une cinquantaine d'espèces, habitent les eaux intérieures du continent américain, du Guatemala au Canada. On les reconnaît facilement, notamment à leurs quatre paires de barbillons et à leur nageoire dorsale adipeuse. Le premier rayon de leurs pectorales et de la première dorsale est aigu et peut provoquer de douloureuses blessures.

On a importé des espèces du genre type *Ictalurus* dans les eaux européennes; on les confond facilement entre elles, et elles donnent en outre des hybrides. *Ictalurus melas,* originaire de l'Ontario et des régions centrales des États-Unis, a été importé en Europe au début du siècle; c'est le poisson-chat. Il vit dans les eaux lentes, stagnantes, et même vaseuses ou polluées. Il peut exceptionnellement atteindre une longueur totale de 0,50 m pour un poids de 1,5 kg.

Parmi les **Malaptéruridés** *(Malapteruridae)* on peut citer le silure électrique *(Malapterurus electricus),* à qui il arrive de dépasser une longueur totale de 1 m; il possède six barbillons et porte sur le dos une seule petite nageoire, adipeuse. Cet Animal émet des décharges électriques d'environ 100 V, orientées de la tête vers la queue. L'organe électrique se présente sous forme d'une enveloppe entourant presque tout le corps.

Le silure électrique habite l'Afrique centrale et la vallée du Nil. Il se tient plus volontiers dans les fonds bas, vaseux, riches en végétation. Il est actif surtout la nuit.

Ordre des Anguilliformes

Les Anguilliformes *(Anguilliformes)* sont aussi nommés Apodes *(Apoda)* car ils n'ont pas de nageoires ventrales. Leur corps est serpentiforme, couvert ou non d'écailles rudimentaires. Leurs nageoires ne possèdent jamais de rayon spiniforme; la dorsale et l'anale, quand elles existent, sont très longues, réunies à la caudale. Celle-ci peut elle aussi manquer. Les Anguilliformes ont une ceinture scapulaire séparée du crâne, quand elle n'est pas absente, et leurs oviductes sont atrophiés. Les œufs sont évacués par un pore abdominal.

Leur sang contient une ichthyotoxine, qui agit sur le système nerveux mais qui est détruite par la cuisson.

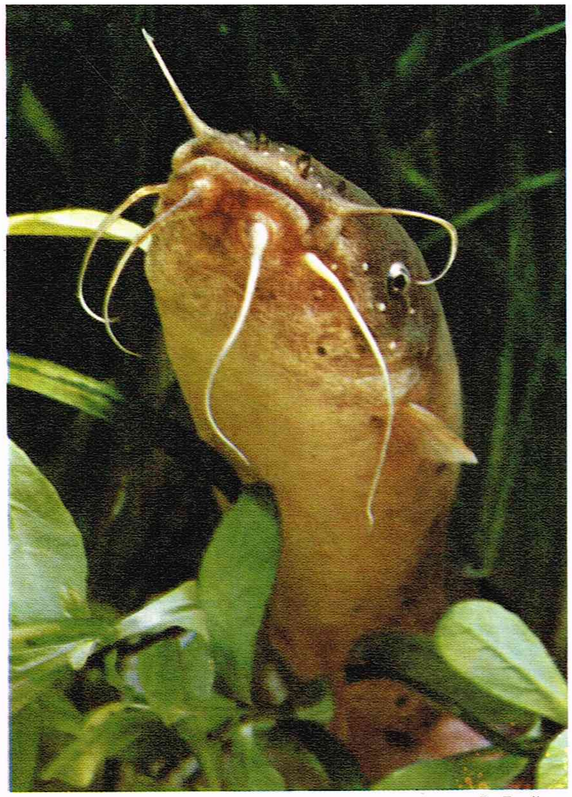
Leur développement s'accompagne d'importantes métamorphoses : les œufs donnent le plus souvent une prélarve, qui passe ensuite à l'état de leptocéphale rubaniforme, puis une semi-larve leptocéphale cylindrique, forme transitoire, et enfin un adulte. La taille de ces Animaux s'accroît au cours de la phase larvaire, puis diminue lors des stades semi-larvaire et transitoire; la croissance reprend ensuite son cours.

Les **Anguillidés** *(Anguillidae)* possèdent de minuscules écailles cycloïdes incluses dans la peau et donc difficiles à discerner. Cette famille comprend environ seize espèces.

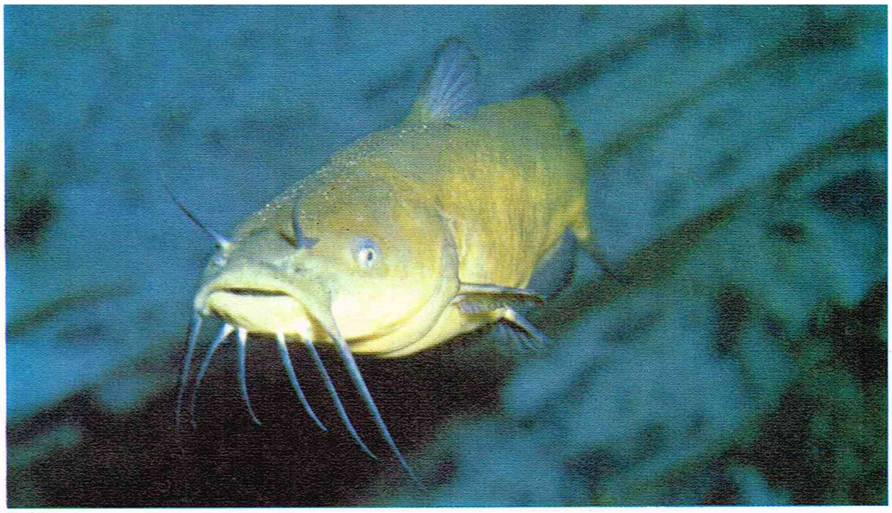
Anguilla anguilla, l'anguille, connaît une très vaste distribution géographique : les zones tempérées et tropicales de l'océan Atlantique, la Méditerranée, les eaux intérieures d'Europe, d'Afrique du Nord et de Palestine, et les parages de certaines îles atlantiques.

L'aire de reproduction de l'anguille, qui peuple les bassins hydrographiques débouchant sur l'océan Atlantique et les mers adjacentes, se trouve certainement à plusieurs centaines de mètres de profondeur, dans la mer des Sargasses. Les adultes y meurent, après avoir frayé. Les œufs pondus flottent jusqu'à la surface, et donnent des larves, qui retournent aux eaux continentales, voyage qui peut durer plusieurs années.

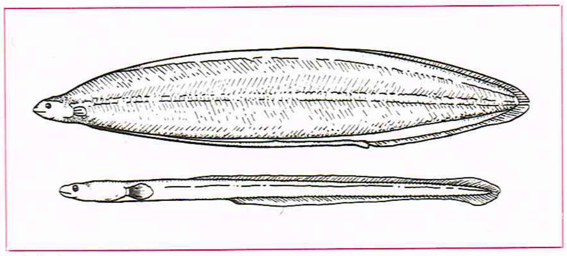
Les leptocéphales, quand ils ont atteint une longueur de 7 à 10 mm, se raccourcissent, et prennent une forme cylindrique au fur et à mesure qu'ils se rapprochent des zones côtières. Ce sont les civelles, ou piballes, qui se rassemblent en grand nombre à l'embouchure des cours d'eau, avant de les remonter. Selon certains auteurs, la gamétogenèse débuterait seulement chez les petites anguilles de 20 cm de longueur.



D. Faulkner



G. Mazza



I.G.D.A.

◄▲ *A gauche, silure électrique* (**Malopterurus ou Malapterurus electricus**), ***bien connu, des eaux africaines. A droite, en haut,*** **Ictalurus** ***ou poisson-chat, originaire des eaux douces d'Amérique du Nord; les représentants du genre portent des barbillons. En bas, leptocéphale (en haut) et jeune anguille métamorphosée (en bas).***

Alors que les anguilles en voie de croissance sont appelées anguilles jaunes (leur ventre et leurs flancs sont en effet de cette couleur), à six ou sept ans, elles deviennent anguilles argentées (les femelles seulement vers l'âge de huit à dix ans). Les mâles argentés mesurent au plus 50 cm de longueur, tandis que les femelles argentées ont 1 m. Les anguilles argentées redescendent à la mer en septembre ou octobre, pour retourner vers la mer des Sargasses.

Les **Murénidés** *(Muraenidae)* ne possèdent ni ceinture ni nageoires pectorales, et leurs fentes branchiales sont réduites. On a recensé une douzaine de genres et environ quatre-vingts espèces, dont certaines atteignent une longueur d'environ 3 m. Leur diffusion est assez large, concentrée surtout dans les mers tropicales et tempérées. Les activités des Murénidés sont nocturnes; le jour, ils se cachent dans des trous de rochers près des côtes.

Muraena helena, la murène européenne, est très commune en Méditerranée. Elle atteint exceptionnellement une longueur de 1,50 m.

Les **Congridés** *(Congridae)* comptent de nombreux genres et de très nombreuses espèces, abondamment répandues dans presque toutes les mers. *Conger conger,* le congre, qui atteint 2,80 m de long, est commun dans l'Atlantique. On connaît aussi, dans l'océan Atlantique et en Méditerranée, des espèces du genre *Ariosoma*.

Les **Ophichthidés** *(Ophichthidae)* comprennent environ deux cents espèces de Poissons dont la robuste queue, pointue, leur sert à creuser les fonds meubles pour s'y enfouir. Ordinairement, les pectorales manquent ou sont très réduites. On observe communément en Méditerranée *Ophisurus serpens,* qui ne possède pas de nageoire caudale.

Les **Némichthyidés** *(Nemichthyidae)* sont parmi les plus allongés et les plus fins des Poissons. Leur queue, très longue, est presque filamenteuse. Leurs mâchoires sont également très longues, fines, et divergent l'une de l'autre distalement.

Nemichthys scolopaceus, qui peut atteindre 1,50 m de longueur, est nettement eurybathe, et se rencontre dans la Méditerranée et l'océan Atlantique.



Pulitzer

◄ **Muraena helena;** ***les activités des Murénidés sont nocturnes.*** ▼ ***A gauche,*** **Gymnothorax moringa,** ***des côtes de Floride. A droite,*** **Ariosoma balearica,** ***de la famille des Congridés.***



D. Faulkner



G. Mazza



J. C. Bacle - Pitch

▲ *Les Exocétidés sont pourvus de nageoires pectorales très développées qui leur permettent de planer hors de l'eau sur de très longues distances; ici, un spécimen de poisson volant.*

▼ *A gauche, mâle (coloré) et femelle (terne) de* **Lebistes reticulatus,** *communément nommé guppy. A droite,* **Xiphophorus helleri,** *le xipho ou porte-glaive de Heller.*

Ordre des Béloniformes

Les Béloniformes *(Beloniformes* ou *Synentognathi)* n'ont pas de rayons spiniformes. Le plus souvent, leurs nageoires anale, dorsale et ventrales sont situées très en arrière de la masse du corps, dans la moitié inférieure duquel vient se placer la ligne latérale. L'ordre compte environ cent vingt espèces, réparties en quelque quatre familles.

Sous-ordre des Scomberésocoïdes

Les **Bélonidés** *(Belonidae)* ont des mâchoires très allongées, formant un rostre. Leurs nageoires pectorales sont assez petites. On en connaît environ soixante espèces, habitant pour la plupart toutes les mers tempérées et tropicales; certaines font des incursions dans les eaux saumâtres et même douces.

On trouve fréquemment, dans l'est de l'océan Atlantique et en Méditerranée, *Belone belone,* l'orphie, dont la taille moyenne est de 70 cm.

La forme générale des **Scomberésocidés** *(Scomberesocidae)* est semblable à celle des Bélonidés, mais ils possèdent des mâchoires courtes et une série de cinq à sept pinnules en arrière des nageoires dorsale et anale. *Scomberesox saurus,* le balaou, habite la Méditerranée et l'océan Atlantique. Il mesure de 30 à 45 cm de longueur et se reproduit en automne.

Les **Hémiramphidés** *(Hemiramphidae)* sont caractérisés par la présence d'une longue mandibule et d'une mâchoire supérieure réduite (d'où le nom courant de « demi-bec »). Leurs nageoires pectorales sont développées; chez certaines espèces, de plus, le lobe inférieur de la nageoire caudale est plus développé que le supérieur.

Les Hémiramphidés comptent une vingtaine d'espèces, pour la plupart marines, des zones chaudes et tempérées; quelques-unes cependant vivent dans des eaux saumâtres et douces des zones tropicales.

Sous-ordre des Exocœtoïdes

Chez les **Exocœtidés** *(Exocoetidae)* ou **Exocétidés** les nageoires pectorales sont si développées qu'elles permettent au Poisson, une fois qu'il a sauté hors de la mer, de planer sur une distance qui peut atteindre plusieurs centaines de mètres.

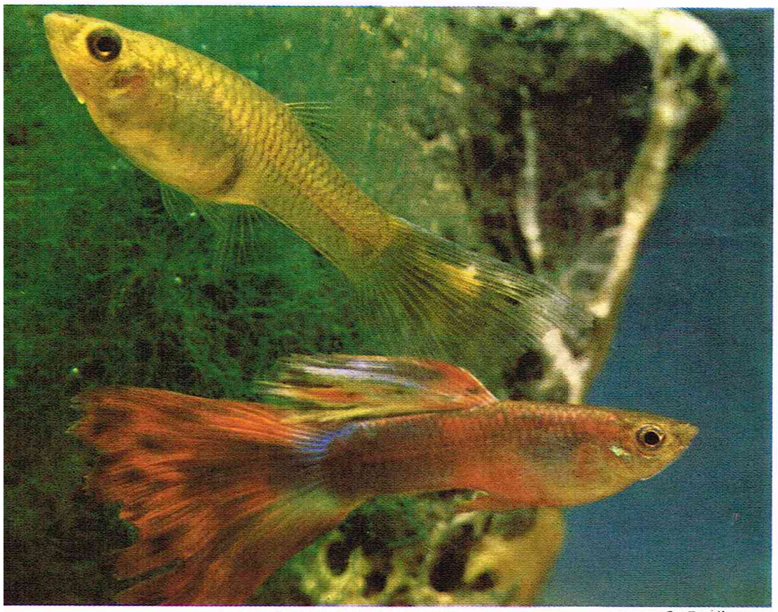
Exocoetus volitans, le poisson volant, est cosmopolite; il atteint de 18 à 25 cm de longueur. *Cypsilurus heterurus* est commun en Méditerranée et dans l'océan Atlantique.

Ordre des Cyprinodontiformes

Les Cyprinodontiformes *(Cyprinodontiformes* ou *Microcyprini)* possèdent des nageoires sans épines. Les ventrales sont abdominales ou absentes, et la ligne latérale est rudimentaire.

La reproduction est souvent vivipare, et on peut utiliser ce terme — plutôt que celui d'ovovivipare — car les embryons sont nourris par des sécrétions ovariennes spéciales, les œufs contenant parfois très peu de vitellus. Naturellement, la fécondation est fréquemment interne, du fait de la « viviparité » (ou ovoviviparité); à cet effet, des rayons de la partie antérieure de la nageoire anale du mâle sont allongés, formant un organe copulateur, ou gonopode.

Les **Cyprinodontidés** *(Cyprinodontidae)* comptent plus de deux cents formes, dulçaquicoles, d'eaux saumâtres ou marines, répandues dans les régions tempérées et tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde.



C. Bevilacqua



C. Bevilacqua

La famille est divisée en plusieurs sous-familles : Cyprinodontinés dont les principaux genres sont *Cyprinodon, Aphanius* et *Jordanella,* Fundulinés avec *Fundulus, Leptolucania, Chriopeops,* etc., Rivulinés avec *Aplocheilus, Epiplatys, Rivulus, Nothobranchius, Cynolebias, Pterolebias,* etc.

Parmi les diverses espèces que compte la sous-famille des Rivulinés, certaines sont nommées « poissons annuels ». Dans les régions de l'Afrique et de l'Amérique du Sud où une période de pluies succède à une période sèche, les collections temporaires d'eau formées lors des pluies s'assèchent peu à peu, ce qui provoque la mort ou le passage à l'état de vie latente de leur faune aquatique. Quand les mares ou étangs sont sur le point de se dessécher, les poissons annuels s'accouplent et ensevelissent leurs œufs dans le fond ou parmi les Mousses ; ils écloront au retour de la saison humide.

Aphanius fasciatus, le cyprinodonte d'Europe méridionale, habite toute la bordure méditerranéenne, du midi de la France jusqu'à la Turquie, à Chypre et à Rhodes. Il atteint une longueur totale de 8 cm. Ce petit Poisson, très commun dans les eaux saumâtres, peut aussi vivre en eaux douces, salées, et même hypersalées.

Gambusia affinis, le gambusie, vivipare et à fécondation interne, est originaire des États-Unis. On l'a importé dans de nombreuses régions pour lutter contre les larves d'anophèles.

Les **Pœciliidés** *(Poeciliidae)* comprennent au moins cinquante-cinq genres uniquement américains. Ce sont des Poissons ovovivipares et à fécondation interne. L'organe copulateur mâle, le gonopode, est constitué par des rayons antérieurs de la nageoire anale, modifiés et allongés. Nombreuses sont les formes de Pœciliidés qui présentent des cas de faux gonochorisme, la femelle devenant mâle après avoir engendré un certain nombre de fois.

Les genres les plus importants sont *Poecilia, Mollienisia* (les mollies), *Lebistes, Xiphophorus, Belonesox* et *Heterandria*.

Lebistes reticulatus, le guppy, est élevé par presque tous les aquariophiles ; les mâles présentent des couleurs et un développement des nageoires fort divers.

Xiphophorus helleri, le porte-glaive ou xipho, et *X. maculatus,* le platy, qui s'hybrident très facilement, ont été multipliés abondamment par les éleveurs.

Ordre des Syngnathiformes

Les Syngnathiformes *(Syngnathiformes)* sont de petits Poissons, aux formes insolites, et au corps recouvert de petites plaques osseuses de section polygonale. Les nageoires ventrales et la nageoire caudale manquent souvent. Le museau est allongé, tubuliforme, avec une petite bouche terminale sans dents.

Il existe sept familles de Syngnathiformes, répandues surtout dans les mers tempérées et chaudes, bien qu'on puisse aussi les trouver dans les mers froides.

La famille des **Syngnathidés** *(Syngnathidae)* compte deux douzaines d'espèces d'hippocampes, et environ cent cinquante espèces d'aiguilles ou syngnathes.

Ordre des Gadiformes

Les Gadiformes *(Gadiformes* ou *Anacanthini)* possèdent des nageoires sans épines. Ils ont des ventrales jugulaires, et une caudale géphyrocerque. Ce sont des physoclistes.

Il existe plusieurs familles et des centaines d'espèces. Les familles sont actuellement définies en fonction de la structure de la ceinture pectorale, du crâne, de la vessie natatoire, etc.

Les **Gadidés** *(Gadidae)* habitent principalement les eaux froides et tempérées, soit à profondeur réduite dans les hautes et moyennes latitudes, soit en profondeur sous les basses latitudes. Sauf de très rares exceptions, tous sont marins et ont le plus souvent une grande importance du point de vue économique.

Gadus callarias, la morue, ou cabillaud, vit communément dans l'océan Atlantique septentrional, la mer Baltique et la mer du Nord. Elle atteint généralement une longueur maximale de 1,10 m pour un poids de 15 kg, à l'âge de vingt ans. Sa couleur fondamentale varie en fonction du milieu, mais elle porte toujours des taches



G. Mazza

▲ ***Les Syngnathiformes sont de petits Poissons aux formes insolites, qui comprennent en particulier les hippocampes, dont on voit ici une des nombreuses espèces.***

brunes. Elle possède trois nageoires dorsales, deux anales et un barbillon.

C'est un prédateur vorace, qui se rend dans les eaux côtières, au printemps et en automne, pour s'y reproduire.

Pollachius virens, le lieu noir, et *Micromesistius poutassou,* le merlan, sont tous deux communs dans la Méditerranée et l'océan Atlantique oriental.

Merluccius merluccius, le merlu, est parfois placé parmi les Gadidés, mais souvent aussi dans une famille spéciale, les Merluccidés. Il mesure environ 80 cm de longueur ; il est gris sur le dos et blanc ventralement ; il possède deux nageoires dorsales et une anale, mais pas de barbillon.

Lota lota, la lotte, est commune dans les eaux douces d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. Elle mesure environ 80 cm de longueur totale. Son corps est allongé. Elle possède deux nageoires dorsales, dont la seconde est semblable à l'anale, et un barbillon. Son corps est marbré de taches jaunâtres et brunes.

Ordre des Macrouriformes

Le corps des Macrouriformes *(Macrouriformes)* se termine par une queue longue et pointue. Leur museau est proéminent. Ils ont de gros yeux, et leurs écailles sont cténoïdes. Ils possèdent deux nageoires dorsales, dont la seconde est longue, semblable à l'anale et presque opposée à celle-ci.



D. Faulkner

▲ **Holocentrus ruber**, *ou holocentre rouge, appartient à la famille des Holocentridés, uniquement marine.*

Les **Macrouridés** *(Macrouridae)* ou « queues-de-rats » habitent le plus souvent des eaux assez profondes. On trouve dans la Méditerranée et dans l'est de l'océan Atlantique *Coelorhynchus coelorhynchus,* le cœlorhynque, *Hymenocephalus italicus,* l'hyménocéphale, et *Trachyrhynchus scabrus,* le trachyrhynque.

Ordre des Lampridiformes

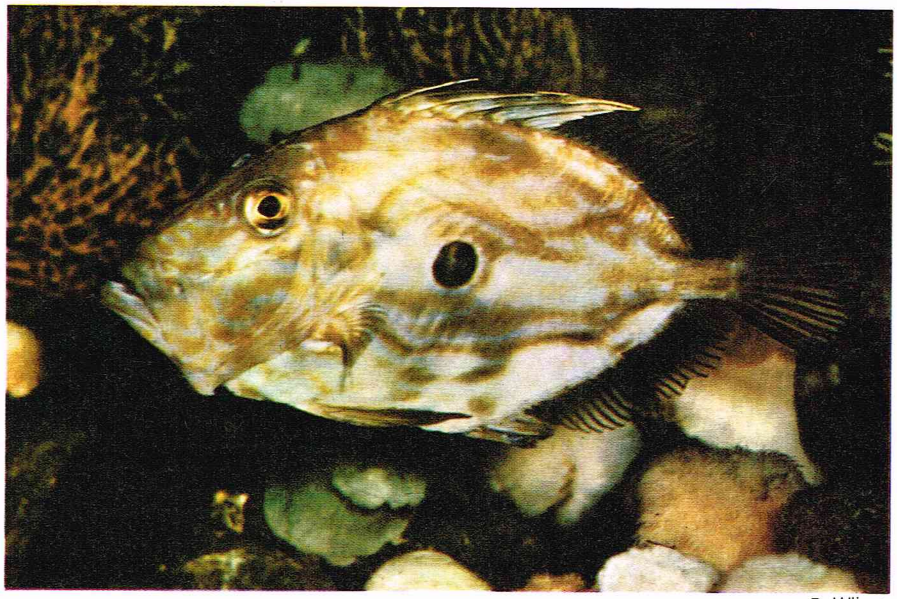
Les **Lampridés** *(Lampridae)* comptent une espèce unique, *Lampris regius,* le lampris ou opah, cosmopolite, à profil ovalaire, à bouche dépourvue de dents et à nageoire caudale fortement bilobée. Il est gris-bleu sur le dessus, et rose ou rougeâtre ventralement, piqueté de taches argentées sur les flancs. Ses yeux et ses mâchoires sont cerclés de doré, ses nageoires vermillon. Il peut atteindre une longueur de 1,80 m pour un poids de 250 kg.

Les **Trachyptéridés** *(Trachypteridae)* sont rubaniformes, très allongés, comprimés et d'aspect fragile. De couleur argentée, ils ne possèdent pas de nageoire anale, et leur dorsale s'étend sur toute la longueur du corps à partir de la tête ; leur caudale, triangulaire, est située dorsalement.

Trachypterus trachypterus, le trachyptère commun, habite la Méditerranée et l'océan Atlantique oriental. Il mesure de 2,40 m à 3 m de longueur.

Les **Régalécidés** *(Regalecidae)* ne comprennent que *Regalecus glesne,* le régalec ou « roi des harengs », rubaniforme, à nageoire dorsale étendue sur tout le dos, à ventrales filamenteuses, et à nageoire caudale composée de quelques filaments libres non réunis par une membrane ; il peut atteindre plus de 6 m.

▼ **Zeus faber**, *le saint-pierre, vit sur les fonds sableux et vaseux.*



D. Wilson

Ordre des Béryciformes

Les Béryciformes *(Beryciformes)* ont un corps ovalaire, une grosse tête, et de gros yeux. Les premiers rayons de la nageoire dorsale sont spiniformes ; leurs ventrales sont thoraciques, et la caudale est bilobée.

On connaît actuellement seize familles, essentiellement bathyphiles.

Si les **Bérycidés** *(Berycidae)* ne comptent que quelques genres, leur distribution géographique, par contre, est vaste.

Dans la Méditerranée et l'océan Atlantique habite *Beryx decadactylus,* le béryx rouge, qui mesure plus de 0,50 m de longueur. Il possède quatre rayons spiniformes et de dix-huit à vingt rayons mous sur la dorsale. Il est de couleur rouge, et très apprécié pour sa chair, ainsi que *Beryx splendens* du golfe de Gascogne (quatorze à seize rayons mous à la dorsale).

Les **Holocentridés** *(Holocentridae)* arborent de splendides couleurs, à dominante rouge ou rougeâtre. Il en existe environ soixante espèces, essentiellement circumtropicales, et uniquement marines. Elles apprécient les zones rocheuses et les formations madréporiques.

Ordre des Zéiformes

Les **Zéidés** *(Zeidae)* se reconnaissent facilement à la série de piquants ou de plaques qui arment de chaque côté la base de leurs nageoires dorsale et anale, ainsi qu'à la présence d'une rangée d'éléments spiniformes le long de la carène abdominale.

Dans la Méditerranée et l'est de l'océan Atlantique vit *Zeus faber,* le saint-pierre ou dorée ou poule de mer. Ses écailles sont toutes petites, gris jaunâtre. Il présente, sur les flancs, une tache noire ronde bordée de blanc. Il mesure au plus 50 cm de longueur et vit sur les fonds sableux et vaseux, jusqu'à une profondeur de 150 m. Il est très apprécié des gourmets.

Ordre des Perciformes

Les Perciformes *(Perciformes)* forment l'ordre le plus vaste des Ostéichthyens.

Ils ont un corps fuselé, aux écailles cténoïdes ou cycloïdes lorsqu'elles sont présentes. Leurs nageoires sont normalement pourvues d'un certain nombre de rayons spiniformes ; les ventrales, lorsqu'elles existent, sont habituellement thoraciques. Ce sont des physoclistes. Ils comptent environ mille huit cents espèces réparties en cent vingt-cinq familles et de nombreux sous-ordres.

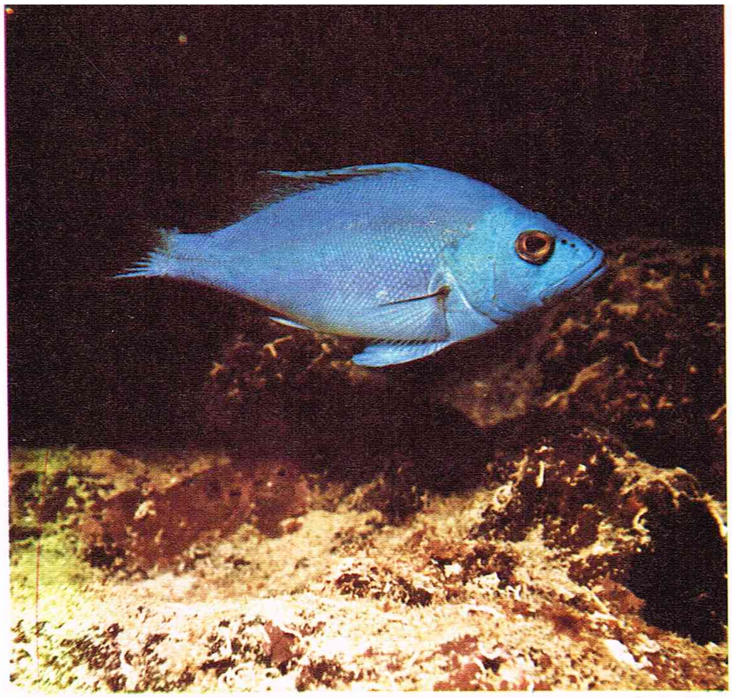
Sous-ordre des Percoïdes

Les Percoïdes *(Percoidei)* possèdent généralement des nageoires ventrales thoraciques ; la dorsale est le plus souvent unique. Ces Poissons datent, semble-t-il, du Crétacé. Il en existe environ quatre-vingt-cinq familles ; c'est le groupe de Perciformes le plus vaste.

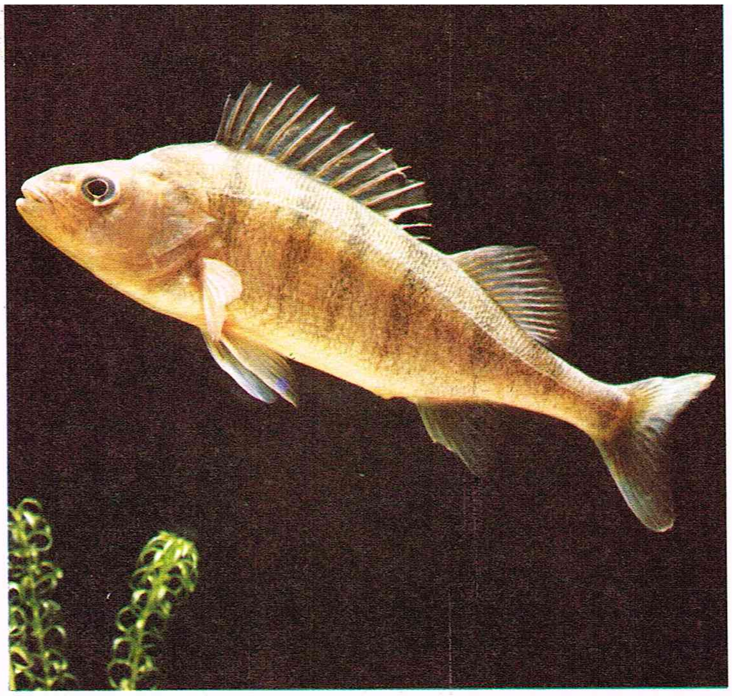
Les **Serranidés** *(Serranidae)* comptent environ quatre cents formes, dans leur grande majorité marines ; quelques-unes peuvent gagner les eaux douces, et rares sont les dulçaquicoles strictes. La plus grande partie des espèces marines sont tropicales ; peu habitent les eaux tempérées, et on n'en trouve aucune dans les latitudes extrêmes. Les Serranidés, en majorité benthiques, et pour une part nectoniques, sont carnivores et voraces.

Certaines espèces deviennent adultes arrivées à la taille de 3 cm alors que pour d'autres, le seuil est à 1,20 m. Une espèce atteint 4 m pour un poids d'une demi-tonne. Il existe des cas de faux gonochorisme, par exemple chez *Centropristes striatus,* dont les juvéniles sont surtout femelles: arrivées à maturité, elles pondent des œufs normaux, et, à l'âge de cinq ans environ, elles changent en général de sexe, devenant des mâles véritables.

Ces Poissons ont le plus souvent une bouche, grande, avec de fortes dents aux mâchoires et au palais. Le bord de leur préopercule est denticulé. Leur opercule présente d'une à trois pointes dirigées vers l'arrière. Ils possèdent au plus une unique nageoire dorsale, très longue, mais certains genres en possèdent deux, distinctes ; la première dorsale ou la première partie de la dorsale unique est faite d'épines ; la seconde, ou la partie arrière de la dorsale unique, de rayons mous.

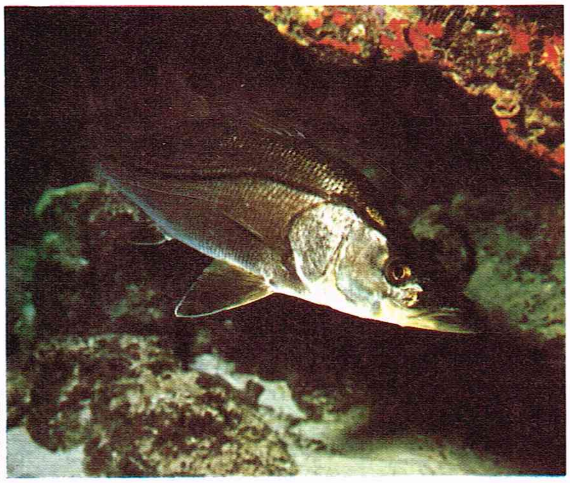


D. Faulkner



G. Mazza

▲ *A gauche,* **Hypoplectrus,** *des mers de Floride, est un Serranidé, Poisson vorace et carnivore. A droite,* **Perca fluviatilis,** *la perche, que l'on trouve dans une grande partie des eaux douces de l'Eurasie.*



D. Faulkner

◄ **Centropomus undecimalis** *(Centropomidés), des côtes de la Floride.*

Dicentrarchus labrax, le bar, ou loup, porte deux nageoires dorsales; sa longueur totale est de 1 m environ, et il pèse jusqu'à 15 kg. Ce Poisson vorace est communément pêché en Méditerranée et dans l'est de l'océan Atlantique. Il est grégaire, surtout à l'état juvénile.

Polyprion americanum, le cernier, et le mérou, de Méditerranée et de l'océan Atlantique, sont très appréciés des plongeurs sous-marins. Les *Serranus,* ou serrans, plus petits que les précédents, sont hermaphrodites.

Les **Centrarchidés** *(Centrarchidae),* originaires des eaux intérieures d'Amérique du Nord, sont maintenant largement répandus dans l'Ancien Monde. Leur morphologie est semblable à celle des Percidés, mais ils s'en distinguent par leur nageoire dorsale unique, dont la partie épineuse et la partie à rayons mous sont séparées par une encoche.

On a introduit dans les eaux intérieures d'Europe des espèces des genres *Lepomis,* ou perches-soleils, et *Micropterus,* ou black bass.

Les **Percidés** *(Percidae)* sont au nombre d'une centaine d'espèces, dans les eaux intérieures d'Eurasie et d'Amérique du Nord, certaines dans les eaux saumâtres. Ils possèdent généralement deux nageoires dorsales distinctes mais contiguës, la première portant des épines. On trouve dans une grande partie de l'Eurasie *Perca fluviatilis,* la perche proprement dite, qui a au maximum 40 cm de longueur.

Lucioperca lucioperca, le sandre, habite l'Europe centrale. Il peut atteindre une longueur totale de 1 m. On rencontre aussi en Europe *Acerina cernua,* la grémille, et diverses espèces du genre *Aspro*.

Les **Carangidés** *(Carangidae),* avec quelque deux cents espèces, peuplent les mers tropicales et tempérées du monde entier; certaines pénètrent dans les eaux saumâtres. Leur forme, assez variable, est généralement comprimée. Des deux nageoires dorsales, la première est épineuse. La nageoire anale a deux épines; la nageoire caudale est plus ou moins fourchue. La ligne latérale de ces Poissons est formée d'écailles normales ou de gros écussons losangiques, armés d'un piquant, surtout à la partie caudale. Elle est souvent très arquée dans sa partie antérieure.

Ces Poissons sont pélagiques, habituellement grégaires, et excellents nageurs; leur chair est bonne. Parmi les espèces de nos mers, *Trachurus trachurus,* le chinchard, est caractérisé par les écussons qui se disposent tout le long de la ligne latérale. Les plus grands ne dépassent pas une longueur de 0,50 m. *Seriola dumerili,* la sériole, mesure jusqu'à 2 m, et *Lichia amia,* le liche, 1 m. *Naucrates ductor,* le poisson-pilote, long de 60 à 70 cm, se reconnaît facilement à sa livrée gris bleuté aux larges bandes verticales bleu-noir. Il est cosmopolite.

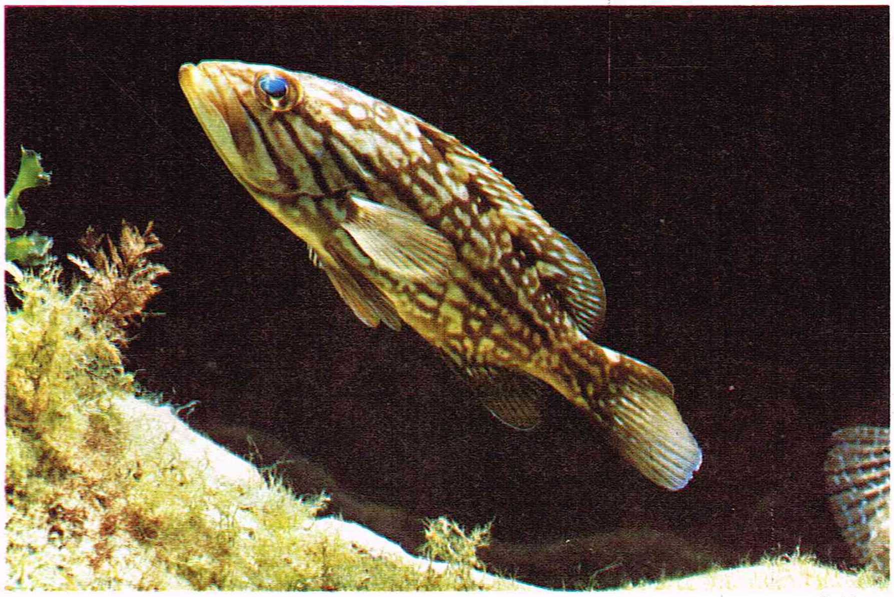
Les **Coryphænidés** *(Coryphaenidae)* comprennent une espèce unique, ou à la rigueur deux, très proches l'une de l'autre. Leur corps est allongé et comprimé, recouvert d'écailles très petites et cycloïdes. Leur mandibule est proéminente. Leur nageoire dorsale est très longue, allant de la tête au pédoncule caudal. La nageoire anale est aussi étendue en arrière que la dorsale, et la caudale nettement bifurquée.

Ce sont des Animaux pélagiques, cosmopolites, excellents nageurs et prédateurs voraces d'autres Poissons, comme les Exocétidés. Très répandus dans les mers chaudes, ils pénètrent aussi dans la Méditerranée. Leur chair est excellente.

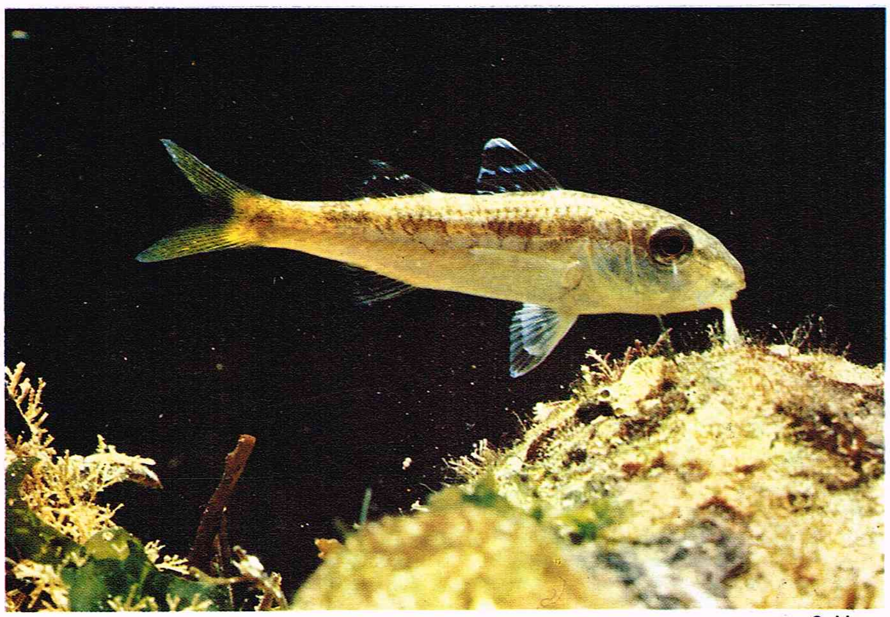
Coryphaena hippurus, le coryphène doré, atteint une longueur totale d'environ 1,50 m pour un poids de 30 kg.

Les **Centropomidés** *(Centropomidae)* forment un groupe très diversifié par la forme et les mœurs. Il en existe des espèces aussi bien marines que d'eau douce, pouvant passer de la mer aux lagunes salées et aux cours

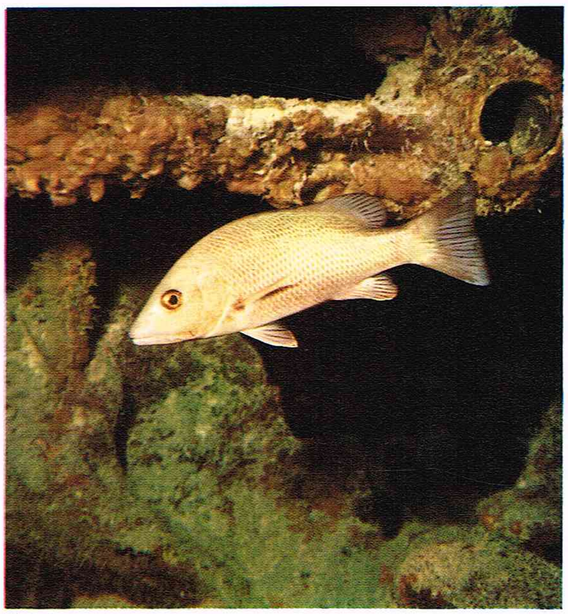
▼ *Un mérou à l'ample ouverture buccale.*



G. Mazza

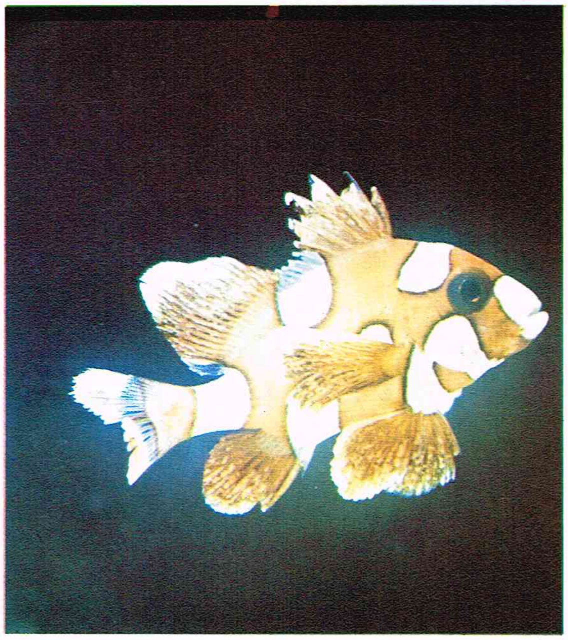


G. Mazza



R. Dei

▲ *A gauche, surmulet ou rouget de roche* (**Mullus surmuletus**). *A droite,* **Lutjanus griseus,** *ou lutjan gris, appartient aux Lutjanidés, essentiellement marins et tropicaux.*



G. Mazza



G. Annunziata

▶ *A gauche,* **Gaterin chaetodonoides** *(Chætodontinés). A droite, deux lithognathes* (**Lithognathus mormyrus**) *appartenant à la famille des Sparidés.*

d'eau. *Lates niloticus,* des eaux douces africaines, peut atteindre des poids considérables.

Les **Lutjanidés** *(Lutjanidae)* comprennent des espèces aux livrées splendides, souvent difficiles à identifier, car celles-ci changent sensiblement au cours de leur développement.

Les Lutjanidés, essentiellement marins et tropicaux, vivent dans tous les océans. Il en existe un grand nombre d'espèces, beaucoup atteignant une longueur totale de 1 m.

Les **Lobotidés** *(Lobotidae)* comptent quelques espèces, marines, d'eaux saumâtres, ou dulçaquicoles. *Lobotes surinamensis* connaît une très vaste distribution géographique.

Les **Sciénidés** *(Sciaenidae)* sont constitués par environ cent soixante-dix espèces des mers tempérées et tropicales ; certaines fréquentent les eaux saumâtres et douces.

Ils possèdent deux nageoires dorsales, généralement contiguës ; la seconde est beaucoup plus longue ; l'anale a deux épines ; le museau est le plus souvent arrondi, et porte parfois un barbillon. Il s'agit essentiellement de Poissons littoraux, carnivores, et non grégaires.

Argyrosomus regius, le maigre, ou aigle de mer, est facile à reconnaître grâce à l'intérieur de sa bouche jaune doré. Il atteint une longueur de 2 m et un poids de plus de 65 kg. *Corvina* ou *Sciaena* ou *Johnius umbra,* le corbeau ou corb noir, a une longueur totale de 0,50 m ; il est caractérisé par sa livrée brun foncé aux reflets argentés et dorés, et par ses nageoires ventrales et anale noires à marge antérieure blanche.

Umbrina ou *Sciaena cirrosa,* l'ombrine commune, possède un bref barbillon et est ornée de lignes obliques sinueuses, alternativement jaune doré et gris verdâtre. Elle a une longueur totale maximale de 70 cm pour un poids d'environ 12 kg.

Les **Mullidés** *(Mullidae)* comptent environ quarante formes marines des eaux tropicales et tempérées, généralement de petite taille. On les trouve le plus souvent près des côtes, à faible ou moyenne profondeur.

Les Mullidés sont facilement reconnaissables à leurs deux barbillons tactiles, mentonniers, et à leurs écailles cténoïdes assez grosses. Ils portent deux nageoires dorsales, dont la première est pourvue généralement de sept ou huit épines. La nageoire anale a deux épines ; et la caudale est plus ou moins fourchue.

Dans la Méditerranée et l'Atlantique on connaît deux espèces du genre type *Mullus,* le « rouget de vase » *(Mullus barbatus)* et le « rouget de roche ou surmulet » *(Mullus surmuletus)*.

Les **Sparidés** *(Sparidae)* forment un groupe d'une centaine d'espèces, qui peuplent les mers tropicales et

tempérées, et sont absentes des mers froides. Certaines vont aussi dans les eaux douces et saumâtres.

Leur forme, haute et quelque peu comprimée, rappelle beaucoup celle des Serranidés; mais ils diffèrent de ces derniers par le bord du préopercule qui est lisse et les dents implantées seulement sur les mâchoires, et jamais sur le palais. Selon le régime, la forme de ces dents varie beaucoup d'une espèce à une autre.

Ces Poissons sont essentiellement littoraux et souvent grégaires; leur chair est toujours excellente.

Le genre *Dentex* compte plusieurs espèces, dont la mieux connue est *Dentex dentex,* le denté commun, qui peut atteindre plus de 1 m. Ses yeux sont situés assez haut, près du bord dorsal de la tête. Il est bleuâtre, avec des reflets dorés et argentés, et parsemé de petites taches bleues et noirâtres.

Le genre *Sparus* est représenté sur nos côtes. *Sparus auratus,* la dorade, atteint une longueur totale de 70 cm pour un poids de plus de 5 kg. *Sparus guttulatus* et *Sparus major,* respectivement d'Australie et du Japon, sont très appréciés localement.

Il existe plusieurs espèces de *Pagellus* sur nos côtes. Les plus communes sont *Pagellus acarne* ou pageau blanc et *P. erythrinus,* le pageau commun. On trouve sur nos côtes quatre espèces de *Diplodus* dont *D. vulgaris,* le sar, et *D. sargus,* le sar rayé. *Boops boops,* la bogue, pélagique et grégaire, est très pêchée. *Oblada melanura* forme de petits bancs le long des côtes rocheuses; elle mesure 30 cm au total.

Les **Platacidés** *(Platacidae)* ne comptent que deux genres; *Platax* est très aplati latéralement, avec une nageoire dorsale et une anale extrêmement hautes et développées, surtout chez les juvéniles, qui sont jaune-orangé avec des bandes verticales noires.

Les **Scatophagidés** *(Scatophagidae)* sont très proches des Chætodontidés dont ils constitueraient selon certains auteurs une sous-famille. Les Scatophagidés comptent six espèces. Ils portent quatre épines à la nageoire anale. On les trouve dans les océans Indien et Pacifique, mais ils habitent aussi les eaux saumâtres quand ils sont jeunes.

Scatophagus argus, le scatophage commun, a une livrée argentée, avec des séries verticales de taches, rougeâtres sur le dos et noirâtres sur les flancs chez les juvéniles, mais toutes noirâtres chez les adultes.

Les **Chætodontidés** *(Chaetodontidae)* sont divisés en deux groupes principaux, considérés selon les auteurs comme des sous-familles ou des familles distinctes : les *Pomacanthinés* ont chez les adultes de fortes épines ou préopercules absentes chez les *Chætodontinés.*

Il existe environ cent cinquante espèces, principalement marines; seules quelques-unes pénètrent dans les eaux saumâtres; on en trouve en grande quantité dans les formations madréporiques.

Les Pomacanthinés mesurent au maximum 60 cm de longueur, et les Chætodontinés 20 cm. Les premiers changent pour la plupart de livrée en vieillissant; les couleurs sont toujours très vives chez *Pomacanthus, Holacanthus, Centropyge* et *Angelichthys.*

Parmi les Chætodontinés, nous citerons le cocher *(Heniochus acuminatus),* le chætodon à bec *(Chelmo* ou *Chelmon rostratus),* et *Forcipiger longirostris.* Les *Chaetodon* proprement dits ont de magnifiques couleurs.

Les **Nandidés** *(Nandidae)* sont des Poissons dulçaquicoles d'Afrique, d'Amérique du Sud et du Sud-Ouest asiatique. L'un des plus intéressants est le poisson-feuille *(Monocirrhus polyacanthus),* des bassins de l'Amazone, du Rio Negro, etc. Sa morphologie rappelle une feuille. D'une longueur totale maximale de 10 cm environ, il est très comprimé; son profil est ovalaire et le barbillon charnu qu'il possède rappelle un pétiole foliaire. Sa couleur varie du marron grisâtre au brunâtre, avec des taches analogues à des moisissures. Sa façon de nager ellemême fait penser à une feuille morte. Dès que le poisson-feuille est à portée d'une proie, il avance ses mâchoires très protractiles et engloutit sa victime.

Les **Cichlidés** *(Cichlidae)* renferment environ six cents espèces d'Amérique, d'Afrique, de l'Inde et de Ceylan.

Beaucoup de Cichlidés sont utilisés en aquariologie. On a obtenu de très belles variétés de *Pterophyllum.* On élève aussi en aquarium *Aequidens, Cichlasoma* d'Amérique du Sud et diverses espèces d'*Haplochromis.*

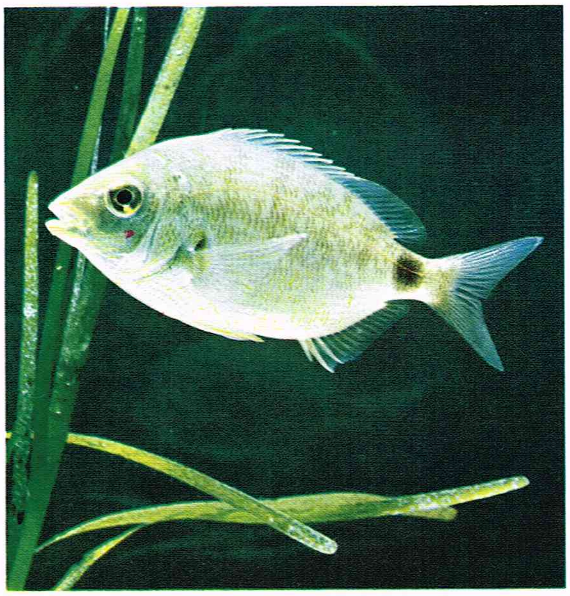


D. Faulkner



D. Faulkner

▲ ***En haut,*** **Chaetodon rainfordi,** ***des côtes du Queensland; la plupart des espèces du genre arborent de magnifiques couleurs. En bas,*** **Pomacanthus paru,** ***poisson-ange des îles Bahamas.***



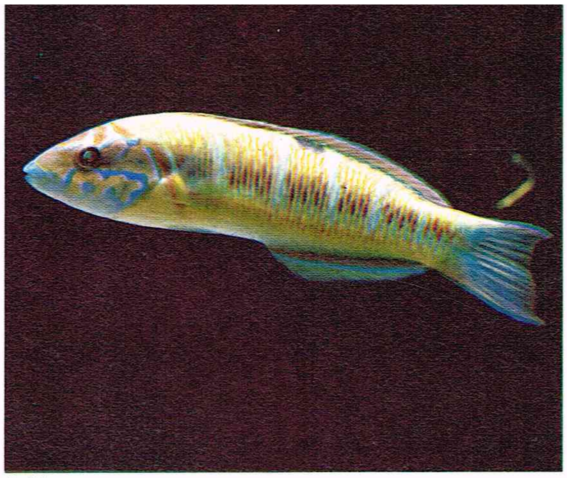
G. Mazza

◀ ***Un Sparidé*** **(Diplodus sp.).**

▶ *A gauche,* Cichlasoma festivum, *dulçaquicole, s'adapte bien en aquarium. A droite,* Thalassoma pavo *(Labridés) est présent en Méditerranée.*



A. Margiocco



G. Mazza



G. Mazza

▲ Coris julis *ou girelle.*

Beaucoup de *Tilapia* pratiquent l'incubation buccale. Le mâle creuse un trou sur le fond, y guide la femelle pour qu'elle y ponde, et féconde les œufs; puis, l'un des parents met en bouche les œufs et les garde jusqu'à leur éclosion. En cas de danger, les alevins peuvent venir se réfugier dans la cavité orale de leurs parents.

Les **Pomacentridés** *(Pomacentridae)* sont divisés en deux sous-familles, les *Pomacentrinés* et les *Amphiprioninés.*

Les Pomacentrinés, uniquement marins, sont communs surtout dans les mers tropicales et subtropicales; quelques espèces comme *Chromis chromis* vivent dans les mers tempérées chaudes. Répandue de l'océan Atlantique oriental (du Portugal au golfe de Guinée) à la Méditerranée, cette dernière est très commune dans les écueils, formant de grands bancs à faible profondeur. *Dascyllus* évolue par bancs de centaines d'individus sur les formations madréporiques tropicales; il est très recherché en aquariophilie. *Pomacentrus* et *Abudefduf* sont très importants en aquariologie.

▼ *Beaucoup de Cichlidés sont utilisés en aquariologie, ici un* Pterophyllum scalare, *de la variété mélanique.*



C. Bevilacqua

La sous-famille des Amphiprioninés compte quelque quinze espèces de petite taille, à très belles livrées, qui vivent en symbiose avec des anémones de mer du genre *Stoichactis,* sur les formations madréporiques tropicales des océans Indien et Pacifique.

Les **Labridés** *(Labridae)*, uniquement marins, peuplent les eaux tropicales, subtropicales, et tempérées. Ils sont essentiellement littoraux et carnivores. Ils ont des lèvres bien marquées et possèdent des dents coniques sur les mâchoires mais non sur le palais; ils ont aussi des dents pharyngiennes, broyeuses. Leur nageoire dorsale est très longue, le nombre de ses rayons épineux antérieurs variant selon les espèces; la caudale est arrondie ou tronquée. Leur livrée est habituellement vive et brillante, mais elle varie beaucoup dans une même espèce et chez un même individu.

Plusieurs espèces aiment s'ensabler la nuit, disparaissant alors complètement, alors qu'elles pullulaient le jour; c'est le cas des *Coris* ou girelles et des *Oxyjulis.*

Certains *Coris* et *Thalassoma* comptent parmi les plus beaux Labridés tropicaux. *C. julis* et *T. pavo* sont présents en Méditerranée. De nombreuses espèces de petits Labridés débarrassent d'autres Poissons des ectoparasites qui les attaquent.

De nombreux Labridés présentent un dimorphisme sexuel dans la livrée. Ainsi, *Labrus bimaculatus* ou *mixtus,* le labre varié ou la vieille coquette, commun dans le nord-est de l'océan Atlantique et dans la Méditerranée, présente deux colorations différentes : les mâles sont gris verdâtre, avec le ventre rose et des taches bleues et jaunes sur le museau et le dos; les femelles sont roses, avec des taches noirâtres cerclées de clair à la base de la nageoire dorsale.

Au printemps, le mâle prépare un nid, durant la nuit, en creusant dans le fond un trou de diamètre égal à sa propre longueur. Puis il courtise une femelle, et nage tout autour d'elle en la mordillant jusqu'à ce qu'elle se décide à s'accoupler. On observe que les couleurs du mâle, pendant les amours, pâlissent, sur le dessus de la tête et du tronc.

Le labre varié, ainsi que le labre vert (*Labrus turdus)* et le merle *(Labrus merula),* sont des hermaphrodites protérogynes. Un phénomène assez analogue a lieu chez *Coris julis* de la Méditerranée et de l'océan Atlantique oriental : on distinguait souvent, il y a encore peu de temps, *C. julis* de *C. giofredi;* en effet, certains mâles étaient confondus avec les femelles en raison de leur couleur et nommés *C. giofredi.* Les autres, multicolores, étaient considérés comme des *C. julis.* En fait, ces derniers, toujours de grande taille, sont d'anciennes femelles devenues mâles.

Les Labridés les plus communs de la Méditerranée font partie du genre *Crenilabrus,* ou crénilabre, qui compte douze espèces dont certaines sont endémiques.

Xyrichthys novacula, le rason, de la Méditerranée et de l'océan Atlantique tropical, offre un aspect insolite : son corps, couvert de grosses écailles, est très comprimé; sa ligne latérale présente une solution de continuité entre la partie antérieure et la portion caudale. La tête est effilée à l'avant; la bouche est petite, avec des dents unisériées, la livrée rose, striée de bandes d'un bleu céleste très vif.

Les **Scaridés** *(Scaridae),* au nombre d'environ quatre-vingts espèces, sont tropicaux, bien que représentés également dans les eaux tempérées : par exemple, *Sparisoma cretense,* outre l'Atlantique, habite aussi l'est et le sud de la Méditerranée.

Ces Poissons se nourrissent toujours d'organismes fixés au substratum, mais, selon les espèces, ils ont une

prédilection pour les Végétaux ou les Animaux, ou encore sont omnivores.

Leurs dents antérieures rappellent vaguement le bec des perroquets, d'où le nom de poissons-perroquets qu'on leur donne souvent. Certains arrivent à briser des coraux avec leurs dents et à les triturer à l'aide de leurs plaques pharyngiennes.

Ils sont grégaires et plutôt sédentaires. Certains Scaridés s'entourent d'un cocon de mucus, afin de se protéger pendant leur période de repos nocturne.

Les **Trachinidés** *(Trachinidae)* sont armés, à la première nageoire dorsale et à l'opercule, d'aiguillons reliés à des glandes venimeuses; leur piqûre est très douloureuse. Ils possèdent deux nageoires dorsales.

Le corps est allongé, le museau court, la bouche en position oblique, et les yeux placés haut sur la tête. Les écailles cycloïdes forment des rangées obliques.

Animaux benthiques, ils aiment s'enfouir dans le sable. En été, on les trouve à profondeur parfois très réduite; en hiver, ils descendent à environ cent mètres de profondeur.

Il existe quatre espèces de vives *(Trachinus)* dans la Méditerranée et l'océan Atlantique oriental. Les mieux connues sont la grande vive *(Trachinus draco)*, longue d'environ 40 cm, et la petite vive, longue de 10 à 15 cm.

Les **Uranoscopidés** *(Uranoscopidae)* sont au nombre d'environ vingt-cinq espèces, distribuées dans les mers tropicales ou tempérées du monde entier.

Leur corps est assez court, leur tête grosse et cuboïde. Leur bouche très oblique s'ouvre vers le haut. Leurs yeux sont sensiblement dorsaux. Ils possèdent deux nageoires dorsales; leurs ventrales sont jugulaires. Dorsalement et derrière la tête, ils présentent des piquants forts et aigus, reliés à des glandes venimeuses : les blessures qu'ils provoquent sont douloureuses et, dans certains cas, se seraient même avérées mortelles. En outre, ils possèdent des organes électriques, placés derrière les yeux, dont certains émettent des décharges d'environ 50 V.

L'individu le plus courant dans la Méditerranée et l'océan Atlantique oriental est *Uranoscopus scaber*, l'uranoscope commun, d'une longueur totale de 30 cm; il est benthique, vit près des fonds sableux et vaseux, et descend jusqu'à une profondeur de 100 m.

Sous-ordre des Acanthuroïdes

Les Acanthuroïdes *(Acanthuroidei)* comptent deux familles.

Les **Zanclidés** *(Zanclidae)* ne comprennent que l'unique genre *Zanclus*, qui vit dans les parties tropicales des océans Indien et Pacifique, parmi les bancs de coraux. Il a une sorte de bec et la pointe de la nageoire s'allonge avec l'âge. Le corps est strié de bandes verticales noires et jaunes.

Les **Acanthuridés** *(Acanthuridae)*, appelés encore les « chirurgiens », sont faciles à reconnaître : des deux côtés de leur pédoncule caudal, immédiatement en avant de la nageoire, ils portent un aiguillon tranchant comme un couteau, qui se rétracte au repos dans un sillon *(Acanthurus)*, ou bien une ou plusieurs lamelles osseuses tranchantes *(Naso)*.

Les épines des nageoires dorsale, anale ou ventrale seraient venimeuses chez certaines espèces.

Il en existe une centaine de formes marines et tropicales qui dépassent rarement 0,50 m de longueur totale.

Sous-ordre des Mugiloïdes

Les Mugiloïdes *(Mugiloidei)* possèdent deux nageoires dorsales; la première, à rayons spiniformes, est nettement séparée de la seconde, qui porte des rayons mous. Leurs ventrales sont en position abdominale.

Les **Sphyrénidés** ou **Sphyrænidés** *(Sphyraenidae)* sont constitués par une vingtaine d'espèces habitant essentiellement les mers tropicales. Leur corps est allongé et fin, leur museau long, et leur mandibule proéminente; de fortes dents garnissent leurs deux mâchoires. *Sphyraena barracuda*, le grand barracuda, atteint une longueur maximale de 3,50 m; il est dangereux, même pour l'homme. On trouve dans la Méditerranée et l'est de l'océan Atlantique *Sphyraena sphyraena*, la sphyrène, ou brochet de mer.

Les **Athérinidés** *(Atherinidae)*, appelés sur les côtes provençales souclet ou cabassoun, sont au nombre



G. S. Giacomelli

d'environ cent cinquante espèces, pour la plupart eurhyalines. Ils ont de gros yeux, des nageoires abdominales ventrales; leurs flancs sont ornés d'une bande argentée longitudinale. Très appréciés en Amérique du Sud, ils font l'objet d'une pisciculture active.

Les **Mugilidés** *(Mugilidae)* renferment une centaine de formes vivant surtout dans les zones tropicales et tempérées. Ce sont des Poissons eurhyalins, en grande majorité marins et littoraux, mais ils peuvent pénétrer dans les eaux saumâtres et douces; une minorité est dulçaquicole.

Il en existe sept espèces en Méditerranée, dont l'une est endémique, les autres vivant dans l'océan Atlantique. *Mugil cephalus*, le mugle ou mulet cabot, a d'importantes paupières adipeuses. Il atteint une longueur maximale de 90 cm pour un poids de 6 kg.

Sous-ordre des Trichiuroïdes

Les Trichiuroïdes *(Trichiuroidei)* possèdent des prémaxillaires fixes. Il en existe deux familles qui habitent surtout les profondeurs.

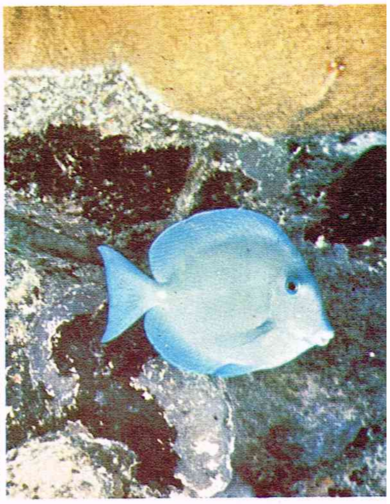
Les **Trichiuridés** ont le corps allongé, une faible épaisseur, une couleur argentée, ce qui leur a valu le nom de « sabres ». Leur nageoire dorsale est très longue, alors que l'anale est réduite à une série de spinules, ou présente quelques rayons plus développés vers l'arrière.

Les **Gempylidés** *(Gempylidae)* comprennent quelque vingt-deux espèces marines, essentiellement des zones tempérées et tropicales. Ces Poissons ont deux nageoires dorsales, et parfois quelques pinnules derrière la nageoire anale et la seconde dorsale.

On rencontre dans la Méditerranée, l'océan Pacifique, l'océan Atlantique, etc., *Ruvettus pretiosus*, fusiforme et couvert de tubercules osseux.

Sous-ordre des Scombroïdes

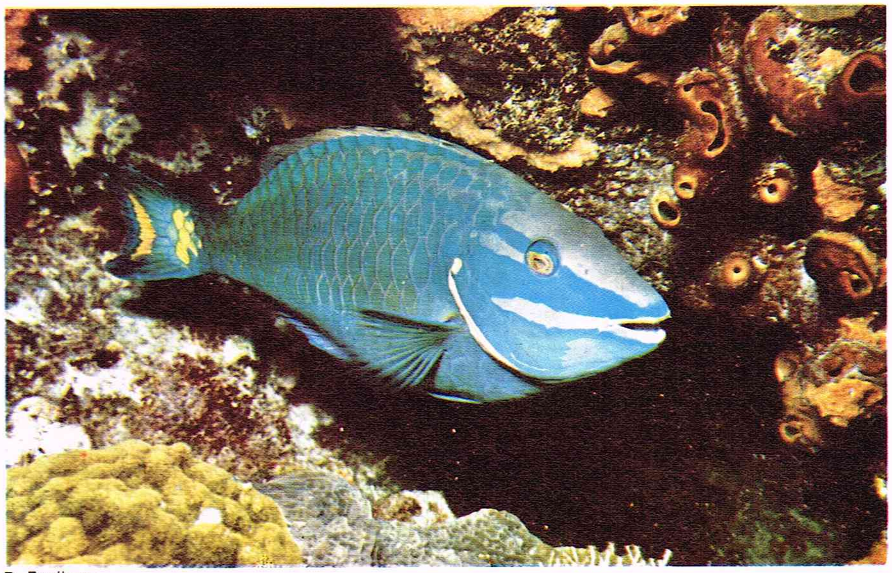
L'apparition des Scombroïdes *(Scombroidei)* date au moins du Crétacé. Tous sont marins, le plus souvent pélagiques, grégaires, excellents nageurs et migrateurs; ils forment d'immenses bancs. Ils sont particulièrement abondants dans les mers chaudes ou tempérées chaudes,



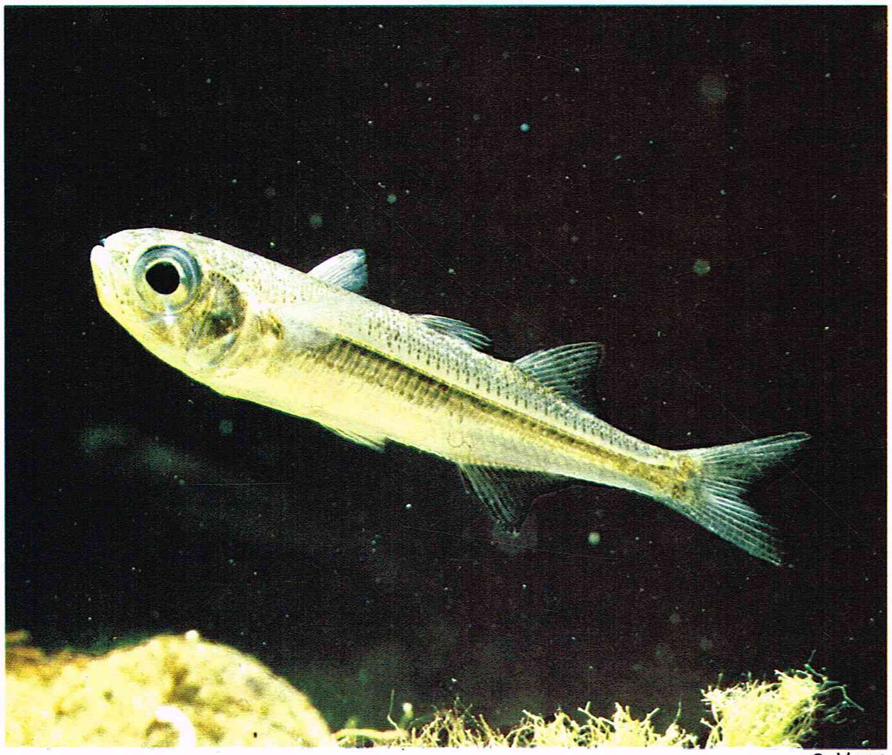
R. Maltini - P. Solaini

▲ *En haut,* **Uranoscopus scaber,** *l'uranoscope, commun en Méditerranée et dans l'océan Atlantique oriental. En bas,* **Acanthurus coeruleus,** *ou chirurgien bleu.*

▼ *Poisson de la famille des Scaridés.*



D. Faulkner



G. Mazza

▲ *Les Athérinidés* **(Atherina sp.)** *sont appelés souclet ou cabassoun sur les côtes provençales.*

et la distribution géographique de certains d'entre eux est très étendue.

Ils sont fusiformes; leur pédoncule caudal, très fin, porte des pinnules dorsalement et ventralement; leur queue est nettement fourchue, ou en croissant; leurs nageoires ventrales sont thoraciques ou absentes, leurs rayons épineux faibles, leurs écailles petites et cycloïdes, leurs opercules lisses. On a recensé une dizaine de familles.

Les **Scombridés** *(Scombridae)* ont une grande importance économique.

Scomber scombrus, le maquereau, habite la Méditerranée et l'océan Atlantique. Il peut mesurer au maximum 0,50 m. Il a le dos bleu verdâtre strié de lignes foncées, qui n'atteignent pas la ligne latérale. Ses flancs sont argentés et son ventre est blanc. Il est dépourvu de vessie natatoire. En grands bancs, il gagne les eaux superficielles pendant la belle saison, et redescend en profondeur en hiver.

Pneumatophorus japonicus, le maquereau espagnol, qui, lui, possède une vessie natatoire, est cosmopolite; il est représenté dans la Méditerranée et dans l'océan Atlantique par la sous-espèce *colias.*

Les **Scombéromoridés** *(Scomberomoridae) : Sarda sarda,* la pélamide ou bonite à dos rayé, est entièrement couverte d'écailles, celles de la partie antérieure du corps étant plus grosses que les autres et constituant une sorte de corselet. Les adultes sont bleu-noir sur le dos, avec de sept à neuf lignes noires à peu près longitudinales (à peine obliques) et légèrement sinueuses, qui s'étendent également sur une partie des flancs. Elle mesure 80 cm de longueur maximale pour un poids de 5 kg.

Orcynopsis unicolor, la palomète, de taille analogue, ne porte d'écailles que sur le corselet; les adultes sont uniformément bleuâtres sur le dos.

Les **Thunnidés** *(Thunnidae)* ont une température interne supérieure de plusieurs degrés centigrades à celle de l'eau environnante; leur respiration est particulièrement active. Ils sont couverts d'écailles, portent des dents maxillaires et palatines, et possèdent une vessie natatoire.

Thunnus thynnus, le thon rouge, cosmopolite, peut atteindre 3 m. Il vit en profondeur, jusqu'à plus de 1 000 m, mais constitue au printemps de grands bancs, qui se rendent en surface et près des côtes; en automne, ils retournent dans les eaux profondes. Ce Poisson est l'objet d'une pêche très intense.

Thunnus ou *Germo alalunga,* le germon ou thon blanc, est plus petit : il atteint à peine 1 m. Il est facile à reconnaître, car ses nageoires pectorales sont longues et s'étendent jusqu'au-delà de la seconde dorsale. Il est lui aussi cosmopolite, et effectue des migrations.

Euthynnus est une sorte de petit thon, dont il diffère par la présence d'écailles limitées en corselet; en outre, il ne possède pas de vessie natatoire. On rencontre fréquemment dans l'océan Atlantique et dans la Méditerranée *Euthynnus quadripunctatus,* au dos bleu foncé tacheté de noir, et aux mouchetures noirâtres sur les flancs, en dessous des nageoires pectorales. Il mesure au maximum 1 m. *Katsuwonus pelamis,* la bonite à ventre rayé, un peu plus petite, porte quatre ou cinq lignes longitudinales bleuâtres ou brunâtres sur la moitié inférieure des flancs.

Les **Istiophoridés** *(Istiophoridae)* renferment une dizaine d'espèces, qui rappellent quelque peu l'espadon, mais en diffèrent par leur museau plus court et de section ronde, par des dents petites, des écailles petites et oblongues, et par la présence de nageoires ventrales constituées d'un seul rayon. Leur nageoire dorsale est plus ou moins haute, mais toujours très longue; dorsale et anale sont suivies par une pinnule; leur pédoncule caudal a deux carènes de chaque côté.

Les genres les plus importants sont *Tetrapturus, Istiophorus* et *Makaira :* le premier est représenté dans la Méditerranée par deux espèces et le second par une seule. *Tetrapturus belone* a une longueur totale de 1,50 m. Les *Makaira* sont pêchés dans les zones tropicales de l'Atlantique. Ce sont les « voiliers ».



R. T. F. Gantes - Pitch

▶ *Les Istiophoridés rappellent quelque peu l'espadon; les* **Makaira,** *pêchés dans les zones tropicales de l'Atlantique, sont les « voiliers ».*

Les **Xiphiidés** *(Xiphiidae)* ne renferment qu'une seule espèce, cosmopolite, *Xiphias gladius,* l'espadon. Sa mâchoire supérieure, longuement prolongée, en forme de lame d'épée horizontale, présente des dents rudimentaires. L'espadon est dépourvu d'écailles, sa nageoire dorsale est bien plus courte que chez les Istiophoridés, et son pédoncule caudal a une seule carène de chaque côté. Sa caudale est en forme de croissant; il ne possède pas de ventrales. Son dos est bleu foncé; ses flancs ont des reflets de bronze et son ventre est blanc.

C'est un nageur solitaire très rapide et très agile. Irrité, il peut être redoutable à cause de son rostre. On en a pêché qui pesaient plus de 500 kg, pour une longueur de plus de 4,50 m.

Sous-ordre des Stromatéoïdes

Le sous-ordre des Stromatéoïdes *(Stromateoidei),* qui compte seulement quelques familles, a été créé en fonction des particularités anatomiques de l'appareil digestif.

Les **Stromatéidés** *(Stromateidae),* latéralement très comprimés, ont une forme ovale; les adultes sont dépourvus de nageoires pelviennes, les jeunes en ont de petites. Citons les genres *Poronotus, Palometa* et *Stromateus;* ce dernier est représenté dans la Méditerranée par le *Stromateus fiatola,* d'une longueur maximale de 35 cm, qui vit en profondeur à l'âge adulte. Les jeunes nagent dans les eaux de surface, et se cachent fréquemment sous de grosses méduses et d'autres Cœlentérés planctoniques, comportement fréquent chez les Stromatéoïdes de différentes familles.

Les **Centrolophidés** *(Centrolophidae),* tous marins, ont une bouche protractile et portent des denticules sur les parois de l'œsophage. Ils possèdent des écailles cycloïdes, des nageoires à fines épines, une ou deux nageoires dorsales, et une caudale fourchue.

Chez les **Tétragonuridés** *(Tetragonuridae),* citons *Tetragonurus cuvieri,* très caractéristique par la section quadrangulaire de sa queue, munie de deux carènes de chaque côté du pédoncule. Les écailles cténoïdes sont rugueuses, et solidement implantées, de sorte que le Poisson semble sculpté dans le bois. Les adultes habitent les profondeurs; les juvéniles restent en surface, s'abritant parmi des Cœlentérés planctoniques, et pénétrant même dans les cavités des Salpidés.

Sous-ordre des Callionymoïdes

Les Callionymoïdes *(Callionymoidei)* se reconnaissent facilement à leur opercule muni d'une ou de plusieurs épines à nombre variable de pointes. Ce sous-ordre comprend deux familles marines.

Les **Callionymidés** *(Callionymidae)* sont benthiques. Leur tête est large et déprimée, et leur bouche située ventralement. Les yeux sont gros, le préopercule a une forte épine tournée vers l'arrière, avec deux pointes ou plus; les ouvertures branchiales sont petites, en forme de pore. La peau est nue. Il y a deux nageoires dorsales, dont la première est élevée chez les mâles; la caudale est oblongue; les ventrales sont en position jugulaire. On en connaît six espèces en Méditerranée, dont l'une est endémique.

L'autre famille du sous-ordre est celle des **Draconettidae.**

Sous-ordre des Ammodytoïdes

Les Ammodytoïdes *(Ammodytoidei)* ne renferment qu'une seule famille.

Les **Ammodytidés** *(Ammodytidae),* unique famille du sous-ordre, sont tous marins. Ils ont un corps très allongé, à peu près cylindrique (recouvert ou non de petites écailles cycloïdes), une tête longue et une grande bouche dont la mandibule est proéminente. La nageoire dorsale est basse et très étendue; les ventrales manquent. Le plus souvent grégaires, les Ammodytidés vivent dans les eaux littorales et aiment s'enfouir dans le sable.

Les lançons ou équilles, *Gymnammodytes semisquamatus* comme *G. cicerellus,* sont communs dans l'Atlantique et la Méditerranée. Ils sont argentés, avec le dos bleu verdâtre; leur longueur maximale ne dépasse pas 20 cm. On distingue aussi le genre *Ammodytes.*


G. Mazza

▲ ***Parmi les plus grandes blennies de nos régions.*** **Blennius ocellaris,** ***la blennie-papillon.***

Sous-ordre des Blennioïdes

Les Blennioïdes *(Blennioidei),* essentiellement marins, ont des nageoires ventrales jugulaires réduites ou manquantes; leur dorsale est très étendue. Leur profil antérieur est plus ou moins busqué. Leurs yeux sont situés très haut et leur museau est court. Ces caractères connaissent des variantes dans l'ensemble des familles du groupe.

Les **Blenniidés** *(Blenniidae),* presque tous de petite taille, sont benthiques; la plupart vivent en mer; seule une minorité habite les eaux saumâtres ou même douces.

Leur peau est nue et sécrète en abondance du mucus. Leurs nageoires ont de fins rayons épineux. La dorsale s'étend de la tête au pédoncule caudal; la caudale est arrondie, et les pectorales sont grandes; quant aux ventrales, elles ont un nombre réduit de rayons. On observe souvent des tentacules supra-oculaires.

On connaît en Méditerranée une vingtaine d'espèces du genre *Blennius,* les blennies, dont une douzaine sont endémiques. Il en existe dans les eaux saumâtres, et *B. fluviatilis,* la blennie fluviatile ou gagnotte, habite même des lacs et cours d'eau du pourtour de la Méditerranée et des Alpes.

Parmi les plus grandes blennies de nos régions, citons : *Blennius gattorugine* d'une longueur maximale de 20 cm, *Blennius sanguinolentus,* de 18 cm, *Blennius ocellaris,* la blennie-papillon, et *Blennius tentacularis.*

Sous-ordre des Ophidioïdes

Chez les Ophidioïdes *(Ophidioidei),* les nageoires ventrales, lorsqu'elles existent, sont de petite taille ou formées en filaments. Aucune nageoire n'a d'épines. Dans la nageoire dorsale et la nageoire anale, les rayons sont plus nombreux que les vertèbres. Il y a trois familles dans ce sous-ordre.

Les **Ophidiidés** *(Ophidiidae)* ont un corps très allongé et couvert de petites écailles cycloïdes. Les nageoires dorsale et anale sont très longues et confluent avec la caudale; les ventrales sont réduites et filamenteuses. *Ophidium barbatum,* la donzelle, et *Parophidium vassali* atteignent une longueur d'au moins 25 cm.

Les **Carapidés** *(Carapidae),* qui ressemblent vaguement aux Ophidiidés, en diffèrent par l'absence d'écailles et de barbillons, par la finesse de leur queue, et l'insertion de leur anus en avant des nageoires pectorales; ainsi, la nageoire anale commence immédiatement derrière la tête. Toutes les espèces ne possèdent pas de nageoires pectorales.





D. Faulkner

G. Mazza

▲ *A gauche,* **Pterogobius elapoides,** *du Japon. A droite, un* **Periophthalmus** *dont les yeux saillants sont adaptés à la vision dans l'air.*

Ces Poissons pénètrent, la queue la première, dans des trous de rochers ou à l'intérieur d'Animaux comme certains Échinodermes, Bivalves, Tuniciers, etc. Il en existe deux douzaines d'espèces appartenant à quatre genres ; elles sont répandues dans les mers tempérées et chaudes.

Sous-ordre des Gobioïdes

Les Gobioïdes *(Gobioidei)* comptent quatre familles ; chez deux d'entre elles, les nageoires ventrales sont soudées et constituent un disque adhésif.

Les **Gobiidés** *(Gobiidae)*, encore mal connus, ne renferment pas moins de quatre cents espèces, surtout marines, en partie eurhyalines et peu dulçaquicoles.

Leur caractère particulier est la fusion des deux nageoires ventrales en une sorte de disque ou d'éventail qui, lorsque l'Animal s'appuie sur un substratum solide, y assure son adhésion. Leurs yeux sont situés haut sur la tête et rapprochés l'un de l'autre. Leurs lèvres sont grosses, leurs écailles ordinairement cténoïdes. On observe sur leur tête des séries de pores, ou d'organes cyathiformes, à fonction sensorielle. Leurs deux nageoires dorsales sont rapprochées, et la première est soutenue par des épines.

Les Gobiidés sont généralement de petite taille. Le plus petit est *Pandaka pygmaea*, des Philippines : les mâles de cette espèce ne dépassent pas 1 cm. Il s'agit là du plus petit Vertébré connu. On rencontre dans la Méditerranée le minuscule *Brachyochirus pellucidus*, que l'on pêche à la fin de l'hiver et au début du printemps en quantités énormes ; vivant à peine un an, c'est sans doute le Vertébré dont la durée de vie est la plus courte. Les Gobiidés ont des livrées ternes, sauf certaines espèces des formations madréporiques tropicales. Leur régime alimentaire est très variable selon les espèces.

Les **Périophthalmidés** *(Periophthalmidae)* renferment les *Periophthalmus* et les *Boleophthalmus*, très intéressants du point de vue biologique. Ces Poissons, qui peuplent les zones côtières d'Afrique et d'Océanie, peuvent rester très longtemps hors de l'eau, car leurs branchies et une partie de leur corps demeurent humides : ils respirent alors l'air atmosphérique. Leurs cavités branchiales sont très vascularisées. Leurs yeux saillants sont adaptés à la vision dans l'air. Quand les fonds des mangroves sont exondés, lors des marées, ils demeurent dans la zone intercotidale. Sur le sol, ils se déplacent au moyen de leurs nageoires pectorales. Les *Periophthalmus* creusent des terriers.

Sous-ordre des Anabantoïdes

Les Anabantoïdes *(Anabantoidei)* comptent, selon les auteurs, une ou deux familles.

Les **Anabantidés** *(Anabantidae)* sont de petits Poissons tropicaux d'Afrique et d'Asie du Sud-Est. Ils sont dulçaquicoles et possèdent un appareil respiratoire spécial. Cet organe labyrinthiforme, logé dans des cavités reliées aux chambres branchiales, est constitué par des formations cartilagineuses en rosettes, recouvertes d'une membrane fortement vascularisée, permettant l'utilisation de l'air atmosphérique.

Les Anabantidés comptent en Afrique quelques formes très connues comme celles du genre *Anabas*, les « perches grimpeuses ». Pour le Sud-Est asiatique, citons *Betta splendens*, le combattant siamois, *B. bellica* et *B. brederi*. Les deux premières espèces de *Betta* fabriquent des nids d'écume ; la femelle de la troisième, après la ponte et la fécondation des œufs, les prend dans sa bouche et les apporte au mâle, qui les recueille dans une poche incubatrice. Le nom de combattant donné à *B. splendens* est dû au fait que les mâles qui se rencontrent se battent sans merci jusqu'à la victoire de l'un d'eux.

Sous-ordre des Scorpænoïdes

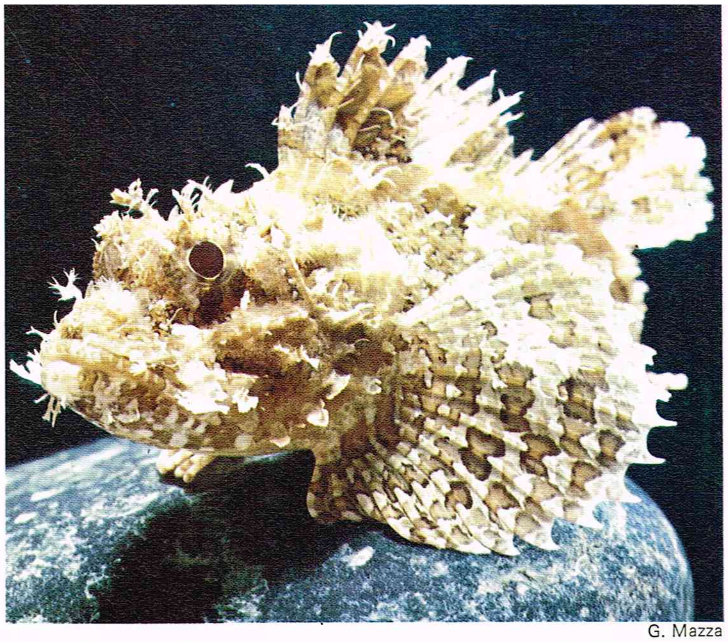
Les Scorpænoïdes *(Scorpaenoidei)* ont la tête plus ou moins cuirassée de plaques osseuses souvent hérissées de piquants. Les écailles sont cténoïdes, et la peau porte souvent des appendices plus ou moins développés. Les nageoires sont pourvues de fortes épines. Les ventrales sont thoraciques. Vingt familles environ, comprenant les Poissons les plus venimeux, surtout marins et benthiques, forment ce sous-ordre.

Les **Scorpænidés** *(Scorpaenidae)*, encore appelés rascasses, comprennent plusieurs centaines d'espèces, dont beaucoup sont encore mal connues aux points de vue systématique et biologique. Les Scorpænidés sont en grande partie des habitants des eaux tempérées ; il existe

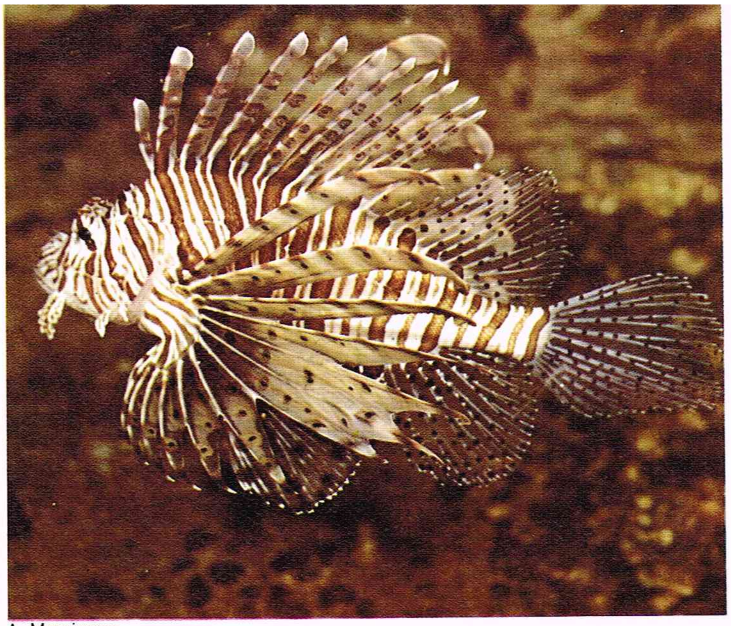


C. Bevilacqua

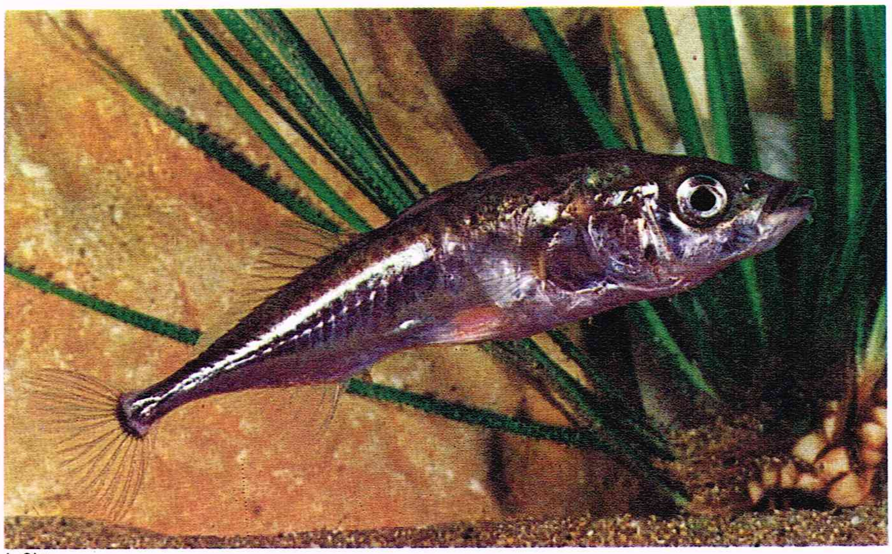
▶ **Betta splendens** *(Anabantidés), le combattant siamois, présente la particularité de fabriquer des nids d'écume.*



G. Mazza



A. Margiocco



J. Six

▲ *A gauche,* **Scorpaena scrofa,** *une rascasse, appartient à la famille des Scorpænidés, qui compte quelques Poissons très venimeux. A droite,* **un Pterois sp.** *En bas,* **Gasterosteus aculeatus,** *l'épinoche à trois épines, familière de toutes les côtes d'Europe.*

aussi des formes tropicales et certaines sous-familles sont uniquement tropicales.

Le nom de *Scorpaena* (en rappel du scorpion) tient à ce que les épines des nageoires dorsales, anales et ventrales, ainsi que les piquants des opercules, sont venimeuses. Les espèces des genres *Scorpaenodes, Trachyscorpia,* etc., provoquent des blessures très douloureuses; les blessures produites par les *Pterois* et par *Synanceia verrucosa,* douée d'un mimétisme remarquable avec les fonds sur lesquels elle vit, peuvent être mortelles.

Les **Triglidés** *(Triglidae)* ont une tête à section transversale quadrangulaire, couverte de plaques osseuses rugueuses; leurs écailles sont cténoïdes. Les deux nageoires dorsales sont rapprochées, la deuxième étant assez longue et semblable à l'anale. Les pectorales sont vastes et leurs trois rayons inférieurs libres, gros, digitiformes, sont dotés d'organes sensoriels gustatifs. Les couleurs de la livrée sont souvent vives.

Les **Péristédiontidés** *(Peristediontidae),* appelés aussi parfois *Peristediidae,* comprennent des formes très proches des Triglidés, dont elles se différencient par leur corps entièrement cuirassé de plaques.

Peristedion cataphractum, le malarmat, habite la Méditerranée et l'océan Atlantique oriental. Son museau a deux longs prolongements latéraux. Il est rouge et mesure 40 cm. Il vit sur les fonds vaseux.

Les **Cottidés** *(Cottidae)* renferment environ trois cents espèces, qui habitent principalement les eaux salées et saumâtres; sous les hautes latitudes, on en trouve aussi dans les eaux douces.

Ces Poissons ont une grosse tête déprimée, avec une large bouche et des yeux contigus. Ils sont dépourvus d'écailles. Leurs nageoires ventrales sont thoraciques; ils ont deux dorsales; leur caudale est triangulaire ou presque ronde. *Cottus gobio,* le chabot, mesure 12,5 cm, et *Myoxocephalus bubalis,* 25 cm.

Sous-ordre des Dactyloptéroïdes

Les Dactyloptéroïdes *(Dactylopteroidei)* sont proches des Triglidés.

Les **Dactyloptéridés** *(Dactylopteridae)* comptent peu d'espèces, dont la plupart sont tropicales. *Dactylopterus volitans* ne vole pas, malgré ses très grandes nageoires pectorales.

Ordre des Gastérostéiformes

Les Gastérostéiformes *(Gasterosteiformes)* sont de petits Poissons au corps partiellement couvert de plaques osseuses, dont deux, plus grosses, sont situées au-dessus de la ceinture pectorale. On dénombre environ quinze espèces, réparties en deux familles, marines, dulçaquicoles ou d'eaux saumâtres, répandues surtout dans les régions tempérées et froides.

Parmi les **Gastérostéidés** *(Gasterosteidae),* citons *Gasterosteus aculeatus,* l'épinoche à trois épines, familière de toutes les côtes d'Europe. Elle doit son nom vulgaire à ses robustes épines dorsales et anales, les premières étant érectiles. Sa peau, partiellement nue, porte sur les deux flancs une série de plaques osseuses plus ou moins grosses et allongées verticalement. Sa nageoire caudale est presque triangulaire. Les couleurs de sa livrée sont variables; le plus souvent gris verdâtre, devenant rougeâtre chez les mâles, surtout ventralement, à l'époque des amours. Cette espèce atteint une longueur maximale de 8 cm. Elle est polygame, et les mâles défendent avec acharnement les nids qu'ils construisent à partir de Végétaux aquatiques, cimentés par une sécrétion spéciale de leurs reins. Chaque nid contient de quatre-vingts à cent œufs.

Spinachia spinachia, l'épinoche de mer, possède de nombreux piquants dorsaux (au moins quatorze). Elle est commune dans les eaux saumâtres et salées de la Grande-Bretagne, de la mer du Nord, et des côtes européennes dans leur ensemble.

Pungitius pungitius, l'épinochette, dont la dorsale porte sept épines au moins, douze au plus, est moins tolérant aux eaux salées que l'épinoche.

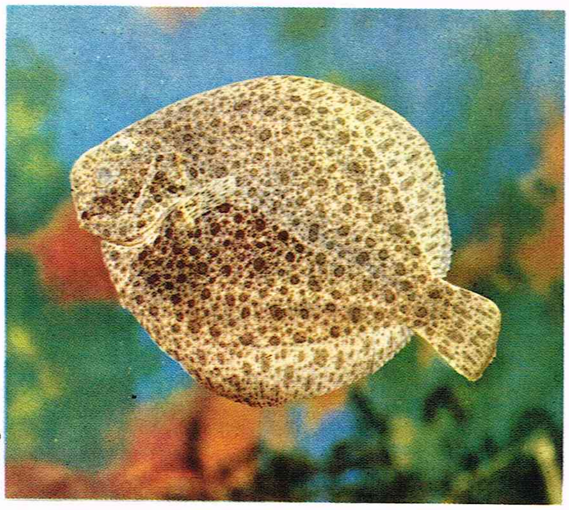
Ordre des Pleuronectiformes

Les Pleuronectiformes *(Pleuronectiformes)* sont les Poissons plats. Cet ordre comprend environ six cents espèces connues, dont la longueur totale va de quelques centimètres à plus de 3 m.

Le corps des adultes est très comprimé et asymétrique. L'un de leurs côtés est pigmenté et porte les deux yeux : c'est la face zénithale ou oculaire. Sur l'autre côté, peu pigmenté, dépourvu d'yeux, la ligne latérale est souvent réduite, voire absente : c'est la face nadirale, sur laquelle ils reposent.

Les divers organes reflètent cette dissymétrie. Ainsi, les nageoires paires des deux faces sont elles-mêmes asymétriques et différentes d'aspect. Les nageoires sont souvent dépourvues d'épines : seuls les Psettodidés en possèdent. La dorsale, normalement implantée à partir de la tête, est très longue, comme la nageoire anale. La caudale est parfois soudée à l'anale et à la dorsale. Les ventrales sont en position jugulaire. Les Pleuronectiformes

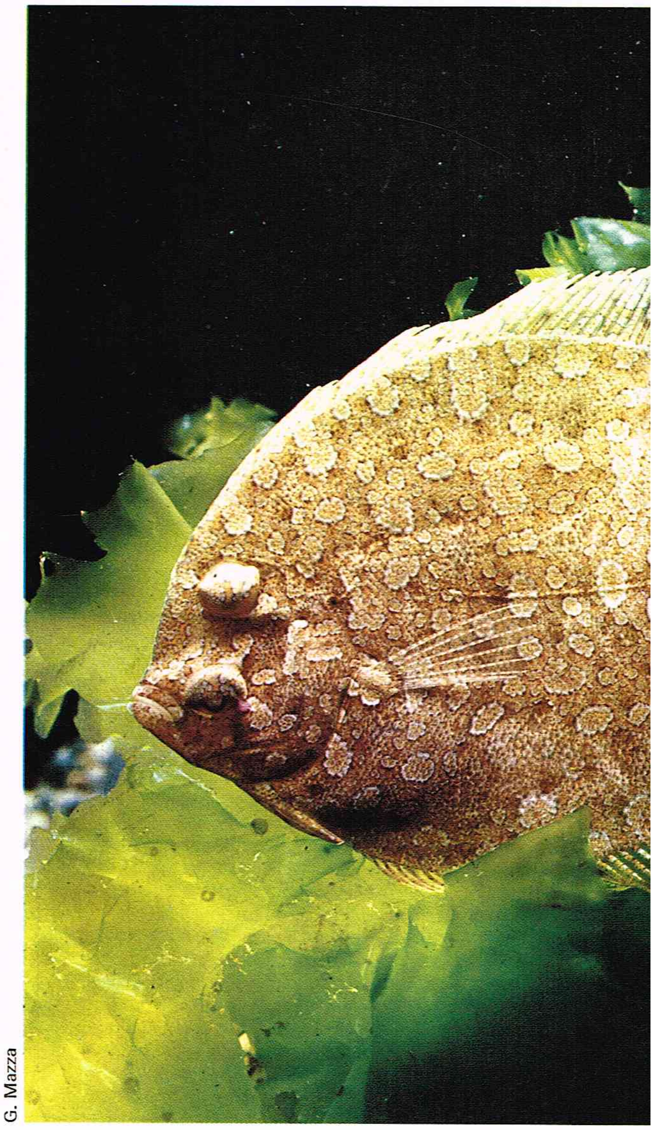
▶ **Scophthalmus rhombus,** ***la barbue, vue, sur ces deux illustrations, par l'une et l'autre face.***



A. Margiocco



A. Margiocco



G. Mazza

n'ont pas de vessie natatoire. De nombreuses espèces présentent un dimorphisme sexuel.

Les caractères morphologiques des adultes diffèrent beaucoup de ceux des larves, dont le développement s'effectue en plusieurs métamorphoses. Quand l'alevin éclôt, il présente une symétrie bilatérale classique et mène une vie planctonique. Peu après, l'un de ses yeux émigre et se déplace vers l'autre, tandis que la pigmentation se forme sur la face zénithale. Cette dernière peut être le côté droit ou le côté gauche, selon les familles. Chez certains groupes, la translation s'effectue indifféremment à gauche ou à droite. Il existe aussi des cas anormaux. En effet, des familles aux yeux du côté droit présentent des individus dont les yeux sont à gauche, et réciproquement. On rencontre aussi fréquemment une coloration anormale sur les deux côtés (individus ambicolores).

Ce sont les seuls Vertébrés dont la symétrie bilatérale soit modifiée ; toutefois, le chiasma optique subsiste, malgré la migration d'un œil : seule la partie distale du nerf de l'œil migrant se déplace.

Les Pleuronectiformes sont apparus à l'Éocène. En majorité marins, il en est cependant d'eurhyalins ; de très rares espèces sont dulçaquicoles. On les trouve dans toutes les mers, sauf les plus froides, des faibles profondeurs aux abysses. Nombre de Pleuronectiformes sont en mesure d'uniformiser leur coloration avec celle du fond par l'action de stimuli essentiellement optiques ; les individus aveugles perdent presque totalement cette capacité. Il existe une vingtaine de familles.

Chez les **Psettodidés** *(Psettodidae)*, la nageoire dorsale est pourvue à l'avant d'épines ; elle ne s'étend pas jusqu'à la tête. L'un des six rayons des nageoires pelviennes est épineux. Le maxillaire porte un os supplémentaire et les palatins ont des dents. Les yeux se trouvent indifféremment d'un côté ou de l'autre.

Il n'existe qu'un seul genre, *Psettodes,* d'Afrique tropicale occidentale, d'Afrique orientale, de la mer Rouge et de la région indo-pacifique.

Les **Scophthalmidés** *(Scophthalmidae)* ont les yeux du côté gauche. Leurs nageoires ventrales sont bien développées. Leur ligne latérale existe généralement des deux côtés. Les femelles matures sont plus grandes que les mâles matures.

On en compte cinq genres habitant l'océan Atlantique, dont quatre vivent aussi en Méditerranée.

La barbue, du genre *Scophthalmus,* présente un corps couvert d'écailles cycloïdes de petite taille et dépourvu de tubercules osseux. Les rayons antérieurs de la nageoire dorsale sont ramifiés sur la moitié de leur hauteur. Elle est brune ou grisâtre, avec de petites taches plus claires ou plus foncées. Elle atteint une longueur maximale de 70 cm. Elle habite la partie européenne de l'océan Atlantique et la Méditerranée.

Le genre *Psetta* a le corps couvert d'écailles et de tubercules osseux épars. Les rayons antérieurs de sa nageoire dorsale ne sont réunis qu'à leur extrémité. *Psetta maxima,* le turbot, vit dans l'océan Atlantique, du Maroc à la Norvège, et dans la Méditerranée. Il est gris brunâtre, et mesure au maximum 1 m pour un poids de 20 kg.

Lepidorhombus a des écailles caduques et cténoïdes à la face zénithale, mais cycloïdes à la face nadirale. Ses nageoires ventrales sont détachées de l'anale. Il possède des dents vomériennes.

Lepidorhombus whiff-jagonis, la cardine, est jaune-brun, souvent parsemé de petites taches irrégulières et foncées ; elle atteint une longueur de 60 cm.



◀ **Bothus podas** *est l'une des nombreuses espèces de Bothidés dénombrées dans l'océan Atlantique; celle-ci pénètre aussi dans la Méditerranée.*



G. Mazza

▲ *Forme juvénile de baliste, ou poisson-gâchette* **(Balistes carolinensis),** *les épines de la dorsale rabattues.*

Zeugopterus punctatus, ou targeur, est assez commun dans l'Atlantique, du golfe de Gascogne à la Norvège.

Les **Bothidés** *(Bothidae)* ont les yeux à gauche et la nageoire ventrale droite plus courte à la base que la gauche. On en connaît treize genres, dont deux habitent aussi la Méditerranée.

Le genre *Bothus* comprend des espèces dont les yeux sont séparés par un large espace interorbitaire, plus particulièrement chez les mâles; l'œil inférieur est toujours en avant du supérieur. On a dénombré six espèces dans l'océan Atlantique, dont l'une, *Bothus podas,* pénètre aussi dans la Méditerranée. Gris foncé avec de petites taches foncées et des ocelles, il peut mesurer jusqu'à 20 cm au total; il descend jusqu'à 400 m de profondeur, et fréquente les fonds vaseux.

Chez les *Arnoglossus,* les premiers rayons de la dorsale sont plus allongés que les autres. Certaines espèces ont les yeux peu éloignés l'un de l'autre, mais séparés par une crête osseuse ou par un espace concave interorbitaire.

Les **Pleuronectidés** *(Pleuronectidae)* ont les yeux placés sur la face droite. Leurs nageoires ventrales, à base courte, sont symétriques. Leur ligne latérale est bien développée des deux côtés. On en compte vingt-six genres, répandus dans l'hémisphère boréal, dont huit habitent les eaux atlantiques d'Europe, et deux la Méditerranée.

Pleuronectes platessa, la plie ou carrelet, vit de la mer de Barentz et de l'Islande au golfe de Biscaye. Elle peut atteindre 90 cm de longueur, la taille moyenne avoisinant les 50 cm.

Platichthys flesus, le flet, est commun dans les mers européennes. *Hippoglossus hippoglossus,* le flétan, est un Poisson du nord de l'Atlantique à la chair très savoureuse. Il peut dépasser 2 m de long. *Limanda limanda,* la limande, est un Poisson très commun du golfe de Gascogne à l'Islande; sa ligne latérale est fortement arquée dans sa portion antérieure.

Les **Soléidés** *(Soleidae)* possèdent des yeux minuscules, situés généralement à droite, l'œil supérieur venant souvent se placer devant l'autre. Dans la plupart des cas, le bord de l'opercule est caché. Les écailles du tronc suivent sans solution de continuité celles de la tête. Il y a environ trente genres.

L'espèce la mieux connue est *Solea vulgaris,* la sole, représentée dans l'océan Atlantique oriental et la Méditerranée. Elle atteint au maximum 40 cm de longueur; elle est brun grisâtre avec une tache noire à la nageoire pectorale.

Microchirus variegatus, la sole perdrix ou panachée, se reconnaît par ses barres transversales foncées sur fond brun clair.

Les **Cynoglossidés** *(Cynoglossidae)* ont les yeux et la pigmentation du côté gauche. Leur profil est elliptique, plus ou moins allongé, l'extrémité postérieure étant assez effilée. Les nageoires dorsale, anale et caudale sont contiguës.

Il en existe plusieurs genres, dont *Cynoglossus* et *Symphurus,* qui comptent de nombreuses espèces comme *Cynoglossus browni* des côtes atlantiques d'Afrique, et *Symphurus nigrescens.*

Ordre des Tétraodontiformes

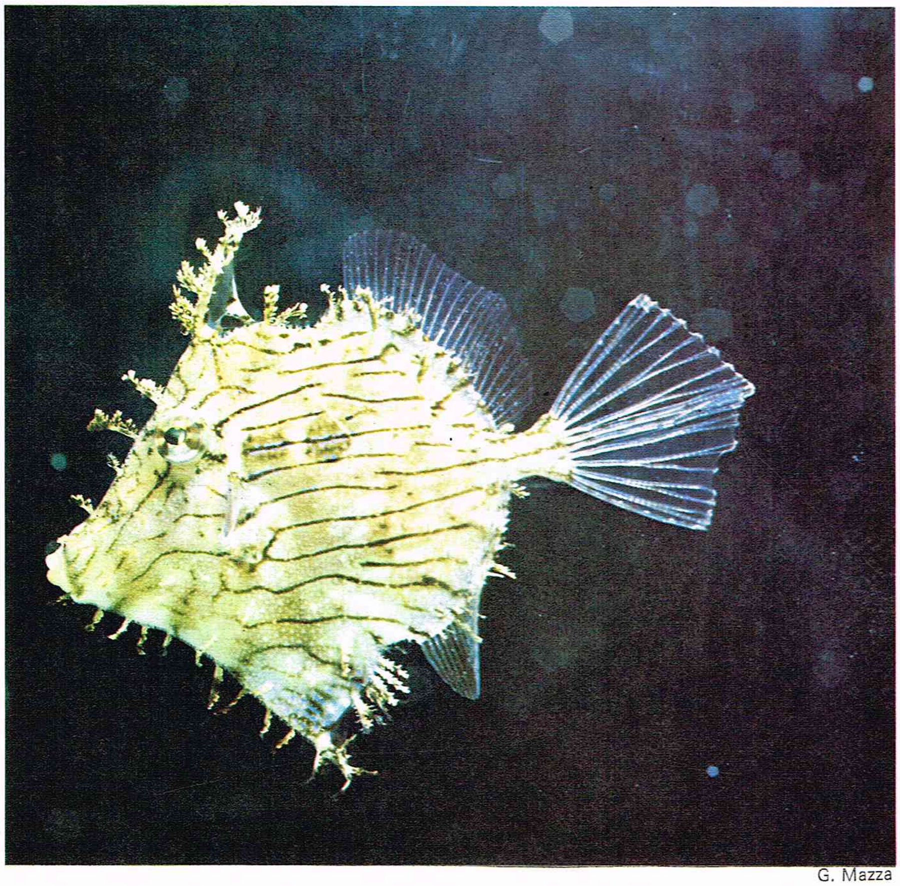
Les Tétraodontiformes *(Tetraodontiformes)* portent aussi le nom de Plectognathes car leurs os prémaxillaires et maxillaires sont soudés, mais cette soudure n'est pas nécessairement présente chez tous les membres de l'ordre.

Le corps des Tétraodontiformes est court, leur tête bien développée; leur bouche et leurs ouvertures branchiales, par contre, sont petites. Leur peau est pavée de plaques osseuses ou d'écailles épaisses et rugueuses, ou encore de piquants de diverses grosseurs. Leurs nageoires sont pourvues ou non d'épines; les ventrales (qui manquent très souvent), sont réduites et placées en position thoracique; la caudale est homocerque. Les côtes sont absentes. Ce sont des Poissons physoclistes.

Les Tétraodontiformes, principalement marins, le plus souvent côtiers, habitent tout particulièrement les régions tropicales. La plupart ne sont pas comestibles; certains sont toxiques et contiennent des ichthyotoxines. On a dénombré sept familles.

Les **Balistidés** *(Balistidae),* appelés balistes ou poissons-gâchette, comptent environ trente espèces marines, surtout des régions tempérées et tropicales. On rencontre dans l'Atlantique et la Méditerranée *Balistes carolinensis,*

Les noms vulgaires d'arbalétriers ou poissons-gâchette, donnés aux membres du genre *Balistes,* se réfèrent à une caractéristique morphologique des premières épines de la nageoire dorsale.



G. Mazza

▲ **Chaetoderma penicilligera** *est un Monacanthidé élevé fréquemment en aquarium.*

Les **Monacanthidés** *(Monacanthidae)* sont proches des Balistidés, dont ils diffèrent essentiellement par la première (et souvent unique) épine de la première nageoire dorsale, insérée au niveau des yeux. Ils sont le plus souvent de petite taille, mesurant de 12 à 25 cm de longueur.

Les aquariophiles élèvent les espèces des genres *Chaetoderma,* en particulier *C. penicilligera* et *Monacanthus,* ainsi que l'unique espèce du genre *Oxymonacanthus.*

Les **Tétraodontidés** *(Tetraodontidae)* sont au nombre d'environ quatre-vingt-dix espèces. Ce sont des carnivores, représentés dans toutes les mers chaudes et tempérées, y compris la Méditerranée, où l'on trouve *Ephippion guttiferum* et *Lagocephalus lagocephalus ;* on en rencontre aussi dans les eaux saumâtres et douces.

Ces Poissons, une fois retirés de l'eau, se gonflent et deviennent quasiment sphériques; rendus à leur milieu naturel, ils flottent alors pendant quelque temps, le ventre en l'air. Cette réaction, de nature émotionnelle, se produit aussi bien dans l'eau ; elle est rendue possible par la présence d'un ample diverticule ventral dans l'estomac, se remplissant d'air ou d'eau, selon le cas, grâce à de puissants sphincters dont le relâchement permet l'expulsion de l'air ou de l'eau ingurgités.

La peau des Tétraodontidés est pourvue de minuscules piquants. Ils ne possèdent pas de nageoires ventrales. Ils ont une sorte de bec constitué de deux plaques maxillaires et deux plaques mandibulaires, d'où leur nom scientifique qui signifie « à quatre dents ». Certains Tétraodontidés atteignent une longueur de 90 cm, mais la majorité ne dépasse pas 45 cm.

La chair et tous les viscères de ces Poissons contiennent de la tétrodontoxine, substance toxique pour l'homme.

Les **Diodontidés** *(Diodontidae)* comptent environ quinze espèces de toutes les mers tropicales et subtropicales. *Diodon hystrix,* le diodon commun, apparaît exceptionnellement dans la Méditerranée. Ces Poissons possèdent des piquants cutanés, et un bec formé de deux pièces, l'une supérieure et l'autre inférieure, d'où le nom générique et familial (à deux dents). Les espèces qui ont de gros piquants les tiennent appliqués contre leur corps durant la nage, ne les dressant qu'au moment où ils se gonflent d'air ou d'eau. Les plus petits individus, du genre *Chilomycterus,* possèdent des piquants courts, toujours dressés. Comme les Tétraodontidés, les Diodontidés ont un diverticule ventral à l'estomac, qu'ils peuvent gonfler de la même façon.

Les **Ostracionidés** *(Ostracionidae)* ont reçu le nom vulgaire de poisson-coffres car ils sont protégés par une robuste enveloppe osseuse constituée de plaques polygonales. Ils ont une section transversale triangulaire, quadrangulaire ou pentagonale, et présentent fréquemment des protubérances pointues. Leurs nageoires sont dépourvues d'épines; les ventrales sont absentes. Ils vivent comme enclos dans un robuste coffre dermique, percé d'orifices pour la bouche, les yeux, les nageoires, l'anus et l'orifice uro-génital.

On les trouve essentiellement dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique.

Les **Molidés** *(Molidae)* sont les Animaux appelés poissons-lune. *Ranzania truncata* ou *laevis,* et *Mola mola,* cosmopolites, habitent surtout les mers chaudes, mais on les rencontre aussi dans la Méditerranée. Le premier, unique représentant de son genre, a le corps oblong ; il est gris argenté, avec des lignes verticales plus claires, partiellement bordées de noir; il atteint une longueur de 80 cm. Le second est presque discoïdal ; sa livrée est gris argent sur le tronc ; il possède des nageoires impaires brun olive et des pectorales brun rougeâtre ; il mesure jusqu'à 3 m de long, pour un poids de 2 tonnes.

On peut aussi citer la famille des **Canthigastéridés** *(Canthigasteridae).*

Ordre des Échénéiformes

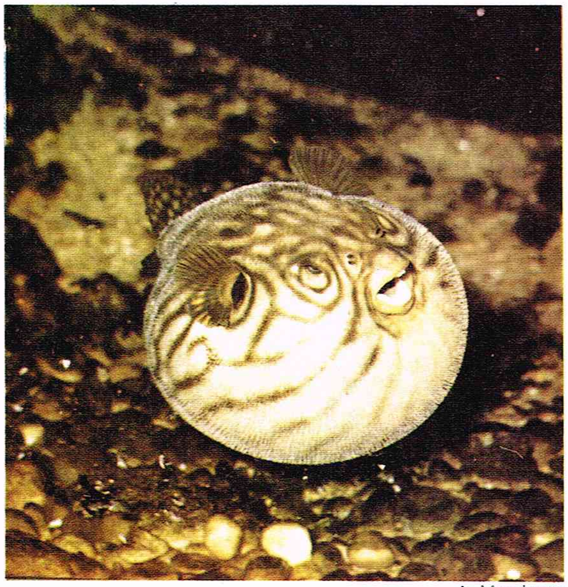
Les Échénéiformes *(Echeneiformes)* ou Discocéphales *(Discocephali)* sont caractérisés par la transformation, au cours de leur développement, de leur première nageoire dorsale en un disque adhésif, étalé sur leur tête très déprimée. Ce disque présente deux rangées parallèles de lamelles transversales ; il agit comme une puissante ventouse.

Les **Échénéidés** *(Echeneidae)* ont un disque adhésif dont le rôle biologique est connu depuis l'Antiquité : bien que ce soient de bons nageurs, ces Poissons se suspendent à de gros Vertébrés aquatiques ou même parfois à des bateaux, pour se laisser transporter; ils s'attachent par exemple à des requins, et se nourrissent des restes de repas et des ectoparasites de leurs hôtes.

Ordre des Gobiésociformes

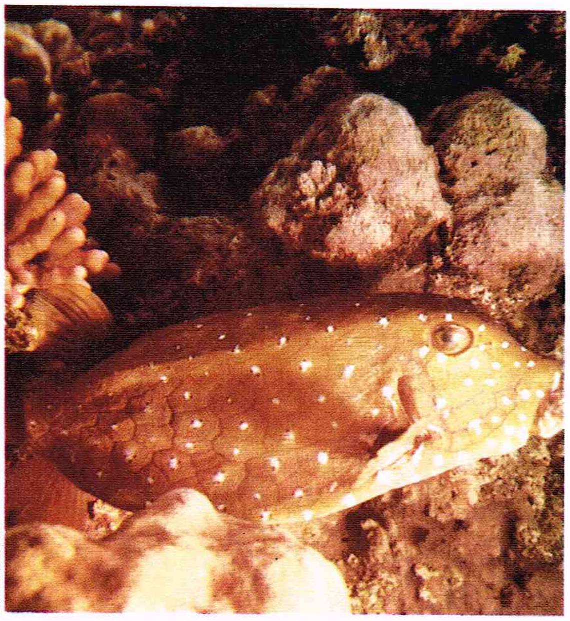
Les Gobiésociformes *(Gobiesociformes),* au nombre d'une centaine d'espèces, sont surtout marins, et habitent les eaux tempérées et tropicales, à l'exception de quelques espèces des eaux intérieures du Panama et des îles Galapagos.

Ils présentent un organe adhésif discoïdal, situé sous le ventre, entre les nageoires ventrales jugulaires qui sont écartées l'une de l'autre. Ils ne possèdent ni écailles,

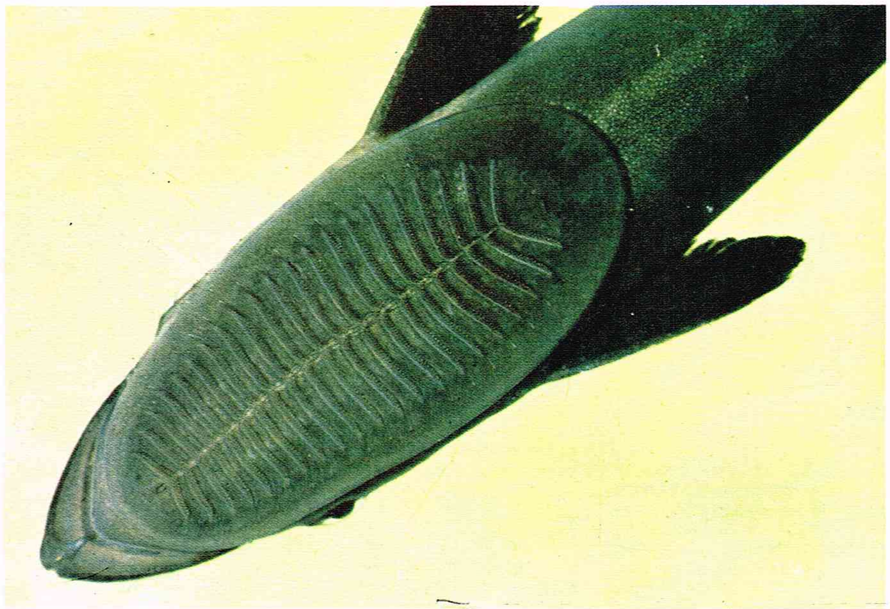


A. Margiocco

▶ **Tetraodon reticularis** *dans son attitude de défense.*



D. Faulkner



Transworld

ni vessie natatoire. Ils sont de taille moyenne ou petite (de 2 à 30 cm).

Chez les **Gobiésocidés** *(Gobiesocidae)*, citons *Gouania wildenowi* qui est endémique dans la Méditerranée. Ses courtes nageoires dorsale et anale sont unies à la caudale ; il ne mesure que 5 cm de long.

Le porte-écuelle ou barbier, *Lepadogaster lepadogaster*, a le museau plat et spatuliforme, avec un petit tentacule bifide près de chaque narine ; ses nageoires dorsale et anale, réunies à la caudale par une membrane, en sont distinctes ; il est brun verdâtre ou rougeâtre et atteint 7 cm de long ; il vit dans la Méditerranée et dans le nord-est de l'océan Atlantique.

Ordre des Batrachoïdiformes

Les Batrachoïdiformes *(Batrachoidiformes)* comptent une trentaine d'espèces. Il en existe une seule famille, qui vit dans les mers tropicales et tempérées, parfois présente dans les eaux saumâtres et douces.

Les **Batrachoïdidés** *(Batrachoididae)* ont un corps large et aplati à l'avant, rétréci vers l'arrière. Leur peau est épaisse et contient de petites écailles cycloïdes fort peu visibles. Leur grosse tête a une large bouche horizontale, pourvue d'appendices cutanés tentaculiformes, et de dents très aiguës. Leur première nageoire dorsale, petite, possède de deux à quatre épines ; la seconde est longue et molle ; les ventrales sont en éventail et situées en position jugulaire. Ces Poissons ont trois paires de branchies.

Ils ont une vaste distribution verticale et accomplissent des déplacements verticaux. On en compte environ onze genres, dont deux possèdent des glandes et des piquants venimeux.

Halobatrachus didactylus, le crapaud de mer, habite la Méditerranée, surtout dans sa partie ouest, et l'Atlantique oriental.

Ordre des Lophiiformes

Les Lophiiformes *(Lophiiformes)* ont la peau nue ou couverte de minuscules piquants. Leurs nageoires ventrales sont jugulaires ou absentes ; les pectorales sont géniculées. Le premier rayon de la première dorsale est séparé des autres (s'ils existent), articulé à la base, et porte à son sommet un appendice globuleux ou charnu, entier ou ramifié, parfois lumineux. Les côtes sont absentes. Les ouvertures branchiales sont réduites à des trous situés derrière la base des nageoires pectorales, plus ou moins près de leur aisselle. Les branchies sont en nombre réduit. Les quelque deux cent vingt-cinq espèces de cet ordre sont marines, benthiques, et, pour la plupart, bathyphiles ; certaines possèdent des photophores.

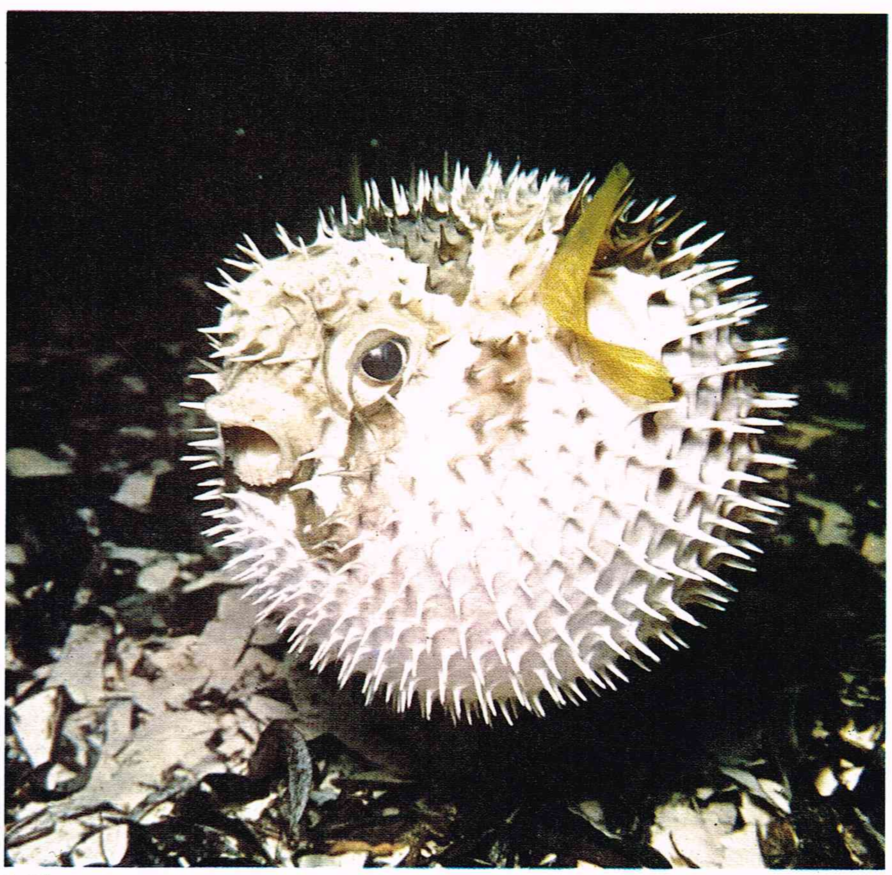
Le corps des **Lophiidae** *(Lophiidae)* est fortement rétréci dans sa partie postérieure. Leur tête est large et déprimée, avec une grande bouche pourvue de robustes dents. La première nageoire dorsale a quelques rayons indépendants, dont le premier, ou *illicium*, est un peu plus long et porte distalement un lobe charnu.

Ces Poissons vivent sur les fonds sableux et vaseux, jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur. Ils sont carnivores et voraces : agitant leur illicium, on pense qu'ils peuvent attirer des proies ; on a trouvé dans leur estomac jusqu'à de petits squales et des Oiseaux marins. Une fois pêchés, il faut les manipuler prudemment, car ils restent longtemps vivaces. Citons la baudroie ou lotte, *Lophius piscatorius*, qui peut atteindre 2 m et *L. budegassa* qui mesure moins d'1 m.

Les **Antennariidés** *(Antennariidae)* possèdent des nageoires ventrales. Ils comptent environ soixante espèces marines, le plus souvent benthiques, parfois pélagiques. Ce sont des carnivores. On en observe dans presque toutes

▲ A gauche, un curieux Poisson, appelé communément poisson-coffre, appartenant aux Ostracionidés. A droite, un représentant des Échénéidés dont on voit le disque adhésif.

▼ Lophodiodon calori ***est une espèce représentative des Diodontidés de l'océan Indien.***



R. Dei

▶ ***Histrio histrio,* commun dans l'océan Pacifique et l'océan Atlantique, vit parmi les sargasses auxquelles il peut s'agripper.**



les mers tropicales, subtropicales et tempérées, mais pas en Méditerranée.

Les Antennariidés peuvent changer de couleur, lentement, mais nettement. On élève en aquarium divers *Antennarius.*

Histrio histrio, l'antennaire marbré, est commun dans l'océan Pacifique et l'océan Atlantique, vivant parmi les Algues flottantes comme les sargasses, auxquelles ses nageoires pectorales, quelque peu préhensiles, lui permettent de s'agripper.

Les **Ogcocéphalidés** *(Ogcocephalidae)* renferment une trentaine d'espèces des mers chaudes et tempérées, mais absentes de la Méditerranée. On en rencontre surtout en profondeur, mais certaines espèces sont côtières ; quelques-unes peuvent être élevées en aquarium.

Les Ogcocéphalidés possèdent de grosses nageoires pectorales, ressemblant vaguement à des bras, et de petites nageoires ventrales faisant penser à des pattes ; par ailleurs, ils se traînent sur ces deux paires de nageoires quand ils se déplacent sur le fond de la mer.

Ordre des Mastacembéliformes

Les Mastacembéliformes *(Mastacembeliformes)* ne comprennent qu'une seule famille.

Les **Mastacembélidés** *(Mastacembelidae)* comprennent environ cinquante espèces, des eaux douces d'Afrique et d'Asie. Leur forme est caractéristique : ils sont allongés, et portent un nombre variable d'éléments épineux isolés, repliables, qui précèdent la nageoire dorsale (à rayons mous) et la nageoire anale. Ils sont dépourvus de ventrales. Leurs nageoires dorsale et anale sont soudées ou non à la caudale.

De nombreuses espèces ont la possibilité de respirer l'air atmosphérique, ce qui leur permet de vivre dans des eaux pauvres en oxygène.

Les aquariophiles élèvent le mastacembelus commun *(Mastacembelus armatus)* et le mastacembelus tacheté *(M. maculatus).*

Sous-classe des Brachioptérygiens

Les Brachioptérygiens *(Brachiopterygii)* sont représentés par l'unique ordre des Polyptériformes.

Ordre des Polyptériformes

Les Polyptériformes *(Polypteriformes)* comptent parmi les Poissons les plus primitifs qui existent actuellement. Leur corps est allongé et quelque peu serpentiforme. Leurs écailles sont losangiques et épaisses, à bord postérieur droit. Leurs nageoires pectorales sont lobées ; les ventrales sont abdominales ou absentes ; la caudale est géphyrocerque. La dorsale est divisée en nombreuses pinnules, précédées chacune d'une épine.

Il existe des spiracles, des opercules et des sub-opercules, mais les rayons branchiostèges sont remplacés par des plaques gulaires. La vessie natatoire ventrale, pourvue d'un canal, a des parois lisses ; elle est partagée en deux parties dans sa longueur : la partie droite, plus longue, fait fonction d'organe respiratoire accessoire, capable d'absorber l'oxygène atmosphérique. Le cœur a un cône artériel plurialvéolé. L'intestin possède une valvule spirale. Les larves ont une paire de grosses branchies externes, en forme de plumes.

L'ordre remonte peut-être au Crétacé ; il existait d'une façon certaine à l'Éocène.

Les **Polyptéridés** *(Polypteridae)* sont répandus dans les eaux douces d'Afrique, avec les deux genres *Polypterus* et *Calamoichthys ;* le premier, plus largement diffusé, compte plus d'espèces.

Le polyptère du Nil, *Polypterus bichir,* qui habite le Nil, les lacs Rodolphe et Tchad, atteint une longueur de 1 m. Il fréquente les fonds vaseux où il trouve sa nourriture, constituée par des animalcules benthiques. Quand il en est réduit à vivre au sec, il passe dans une sorte d'état léthargique, durant lequel il respire l'air atmosphérique grâce à sa vessie natatoire, richement vascularisée. Il est comestible et facile à élever en aquarium.

Le poisson-roseau, *Calamoichthys calabaricus,* du bas Niger et du Cameroun, se distingue facilement des polyptères, car il ne possède pas de nageoires ventrales. Il est nettement plus petit (longueur maximale 40 cm). Il est actif la nuit, et sort souvent de l'eau pour aller d'une mare à une autre. Lui aussi peut utiliser l'oxygène atmosphérique à l'aide de sa vessie natatoire. Il se nourrit de toutes sortes d'animalcules. Il construit des nids de plantes aquatiques pour ses œufs.

Sous-classe des Dipneustes

Les Dipneustes *(Dipneusti)* ne sont plus représentés actuellement que par les Cératodiformes *(Ceratodi).* Les *Dipteri* sont tous fossiles.

Ordre des Cératodiformes

Les Cératodiformes ont un crâne à suspension autostylique. Ils ne possèdent pas d'os prémaxillaires et maxillaires, et, à la place des dents, ils portent presque toujours deux grosses plaques triturantes et deux plaques mandibulaires, semblables, avec ou sans crêtes dentelées.

Leurs vertèbres sont presque constamment acentriques. Leurs nageoires paires sont toujours bisériées.

Ils ont aussi une respiration pulmonaire, et, lorsqu'ils se trouvent dans l'eau, leurs branchies et leurs poumons fonctionnent le plus souvent simultanément. Leur circulation est double et imparfaite. Leur intestin est pourvu d'une valvule spirale et se termine par un cloaque.



D. Faulkner

On compte trois familles de Cératodiformes.

Les **Cératodidés** *(Ceratodidae)* ne comptent qu'une seule espèce vivante : le dipneuste australien *(Neoceratodus forsteri)*, qui habite certains fleuves du Queensland. Il atteint une longueur de 1,75 m. Il possède des écailles cycloïdes, très grosses. Ses nageoires paires sont très grandes. Son squelette est en grande partie cartilagineux. Il a un seul poumon, avec une seule veine pulmonaire.

Les **Lépidosirénidés** *(Lepidosirenidae)* sont aujourd'hui représentés par le dipneuste d'Amérique du Sud, *Lepidosiren paradoxa*, qui vit dans les marais du Brésil, de la Bolivie et du Paraguay. Il est serpentiforme et sa longueur dépasse 1 m. Son poumon est presque entièrement divisé en deux moitiés symétriques et comporte deux veines pulmonaires. Son développement se fait par des métamorphoses.

Les **Protoptéridés** *(Protopteridae)* comptent actuellement un seul genre, *Protopterus*, avec quatre espèces. On les rencontre dans les eaux intérieures de l'Afrique équatoriale et tropicale.

Ces Poissons ont une longueur maximale de 1,50 m. Les écailles cycloïdes sont petites. Leurs nageoires impaires sont réunies, et leurs nageoires paires réduites à peu près à leur axe. Le squelette est en grande partie cartilagineux. Le poumon, nettement divisé en deux moitiés, comporte toutefois, à l'avant, une communication entre ses deux parties ; il possède deux veines pulmonaires. Les arcs branchiaux sont au nombre de six, et les fentes branchiales, au nombre de cinq, débouchent non pas à l'extérieur, mais dans la chambre branchiale.

Pendant la saison sèche, certaines espèces de *Protopterus* tombent en léthargie, s'enfonçant dans la vase et formant une cavité revêtue de mucus durci ; ces Poissons respirent alors l'air atmosphérique, qui pénètre dans la cavité par un petit trou de l'enveloppe de mucus.

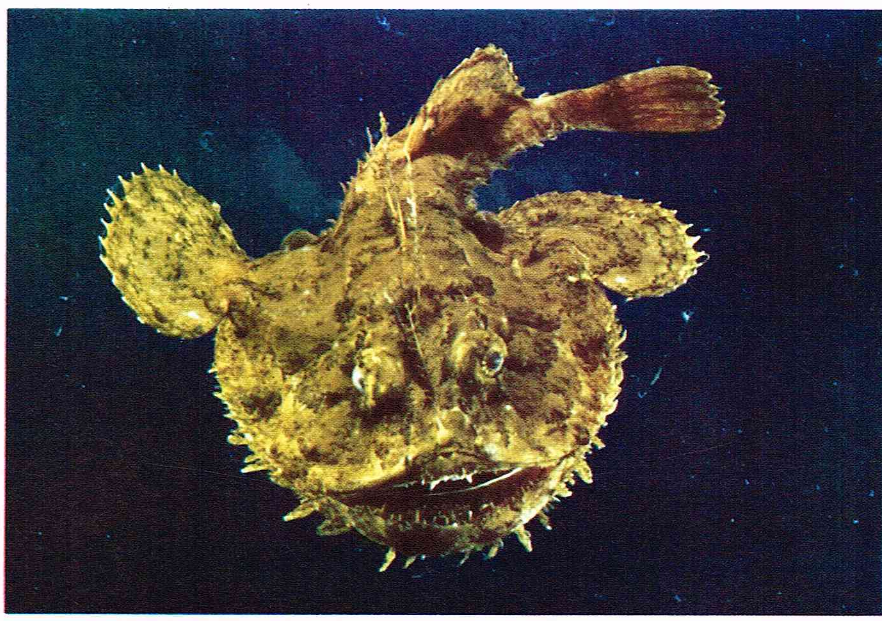
Sous-classe des Crossoptérygiens

Les Crossoptérygiens *(Crossopterygii)* sont apparus dans les mers du Dévonien et ont probablement évolué dans des eaux littorales où les marées étaient très importantes, ainsi que dans les marais côtiers, c'est-à-dire dans un milieu favorisant une spécialisation amphibie.

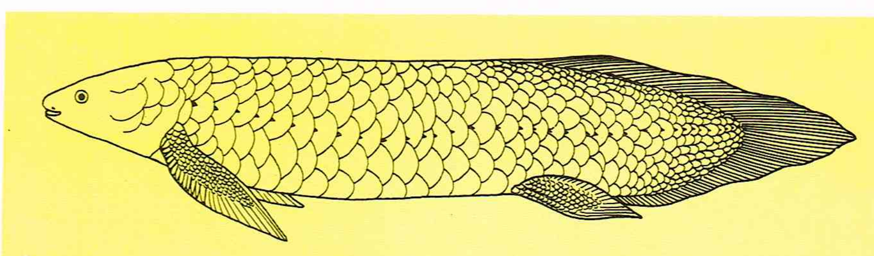
Par certains caractères, ils sont plus primitifs que la plupart des Actinoptérygiens ; par d'autres, ils se rapprochent des Vertébrés Amphibiens. Cette dernière ressemblance est plus prononcée que chez tous les autres Poissons, dont ils diffèrent par la structure des écailles, des nageoires, de divers organes internes, etc.

On peut dire que ce sont des Vertébrés pisciformes, à squelette plus ou moins ossifié, avec une seule paire d'ouvertures branchiales, et un encéphale divisé en deux hémisphères ; par ailleurs, ils possèdent presque

▼ *Les Lophiidés sont des Poissons carnivores et voraces avalant tout ce qui est à leur portée ; ici* **Lophius piscatorius**, *la baudroie, ou lotte, européenne.*

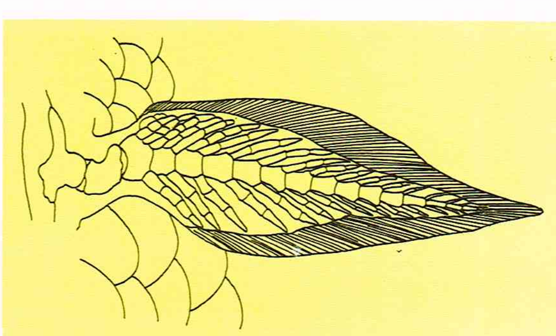


G. S. Giacomelli



I.G.D.A.

▲ **Neoceratodus forsteri**, *ou Dipneuste australien ; on observera les grandes écailles de type cosmoïde dont il est recouvert.*



I.G.D.A.

◀ *Nageoire pectorale de* **Neoceratodus forsteri** *; on remarquera les rayons préaxiaux et postaxiaux.*

toujours des narines internes, un cloaque, une circulation simple ou double (dans ce dernier cas, elle est incomplète) ; enfin, leur respiration peut être seulement branchiale ou à la fois branchiale et pulmonaire ; dans ce cas, c'est un diverticule sacciforme et alvéolé du pharynx qui fait fonction de poumon. Leurs écailles sont cosmoïdes ou cycloïdes. L'ossification de leur squelette présente divers degrés. La chambre branchiale est protégée par des pièces osseuses operculaires ; typiquement, il existe plusieurs pièces préoperculaires. Les rayons branchiostèges manquent. La gorge présente, normalement, deux grosses plaques osseuses. Les yeux sont généralement entourés par des os sclérotiques plus ou moins nombreux. Les nageoires sont soutenues par des lépidotriches non épineux et plus nombreux que les pièces endosquelettiques de support. Les nageoires autres que la caudale, aussi bien paires qu'impaires, sont lobées. Les nageoires paires, qui présentent certaines affinités avec les membres des Tétrapodes, sont en éventail ou bisériées, et les ventrales sont presque toujours en position abdominale. La bouche est terminale et pourvue de dents coniques ou de plaques broyeuses, assez proches de celles des Holocéphales.

On distingue deux super-ordres : les Rhipidisti, tous éteints, et les Actinisti avec l'ordre des Cœlacanthiformes.

Ordre des Cœlacanthiformes

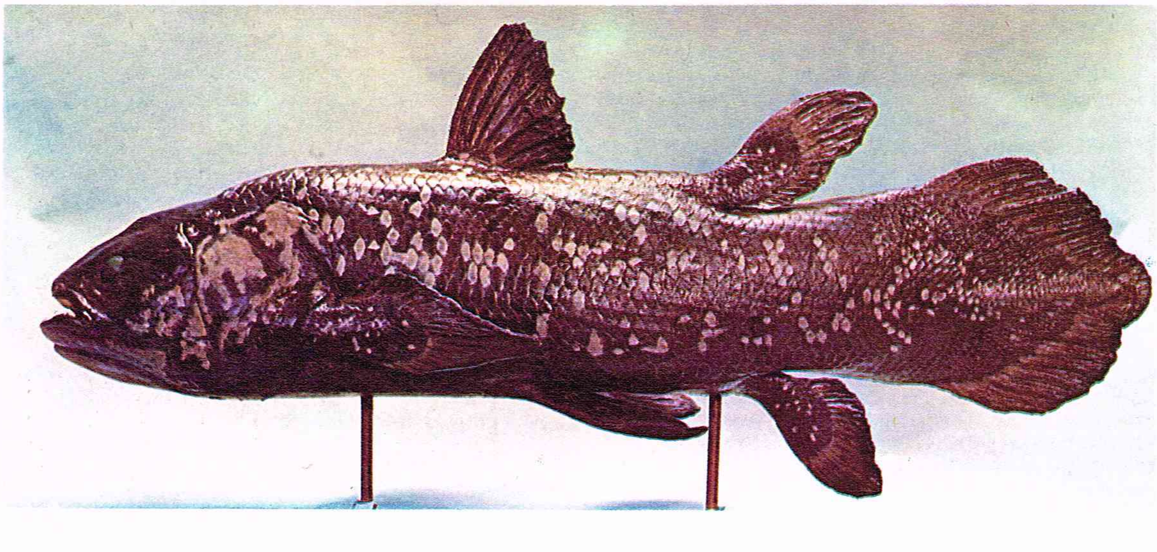
Les Cœlacanthiformes *(Coelacanthiformes)* possèdent des écailles cosmoïdes. Leurs nageoires sont en palettes ; la caudale présente un lobe médian proéminent qui correspond à l'extrémité de la notocorde. Les « vertèbres » sont représentées par les pièces basidorsales et basiventrales. La bouche ne possède pas d'os maxillaires, et son bord supérieur est constitué par les prémaxillaires, des palatins et des ptérygoïdes ; les dents sont coniques. Chez les formes fossiles on a décrit une « vessie natatoire ossifiée » qui est peut-être l'analogue du poumon dégénéré de l'actuel cœlacanthe.

Apparu au Dévonien, le groupe connut son apogée au Trias, puis régressa, de telle sorte qu'il fut longtemps considéré comme éteint. Il ne comprend que la seule famille des **Cœlacanthidés** *(Coelacanthidae)*.

C'est en 1938 que des pêcheurs ont attrapé pour la première fois un cœlacanthe vivant par 100 m de profondeur, au large de l'embouchure du Chalumna en Afrique du Sud. Il fut nommé *Latimeria chalumnae*. Plusieurs exemplaires de Cœlacanthidés ont été pêchés depuis, toujours dans la région des Comores, et étudiés par des savants français.

BIBLIOGRAPHIE

ARCANGELI A., *Il Ciprino dorato,* Hœpli, Milan, 1926. - BARNARD K. H., *A Pictorial Guide to South Africa Fishes, Marine and Freshwater,* Miller, Le Cap. - BIGELOW H. B., SCHRŒDER W. C., *Fishes of the Western North Atlantic, Part I,* 1948, Part II, 1953, Part III, 1963 ; Sears Foundation for Marine Research, Yale Univ., New Haven. - BINI G., *Atlante dei pesci delle coste italiane,* 8 vol., Mondo Sommerso, Rome, 1967. - BORGSTROM G. HEIGHWAY A. J., *Atlantic Ocean Fisheries,* Fishing News, Londres, 1961. - BOUGIS P., *Poissons marins,* in *Atlas des Poissons,* 2 vol., Boubée, Paris, 1959. - BREDER C. M., *Field Book of Marine Fishes of the Atlantic Coast,* Putnam, Londres, 1948. - BUDKER P., *The Life of Starks,* Columbia Univ. Press, New York, 1971. - CONCI C., TORCHIO M., *Pesci,* Martello, Milan, 1961. - DOTTRENS E., *Poissons d'eau douce,* 2 vol., Delachaux-Niestlé, Paris, 1951. - FABER G. L., *The Fisheries of the Adriatic and the Fish Thereof,* Quaritch, Londres, 1883. - GILBERT P. W., MATHEWSON R.F., RALL D. P., *Sharks, Skates and Rays,* Hopkins, Baltimore, 1967. - GOLVAN Y. J., *Catalogue systématique des Poissons actuels,* Masson, Paris, 1963. - *Traité de zoologie,* t. XIII, *Agnathes et Poissons,* sous la direction de GRASSÉ P. P., Masson édit., Paris, 1958. - GUIBE J., *les Poissons,* in *Encyclopédie de la Pléiade, Zoologie 3, Métazoaires,* t. III, Gallimard, Paris, 1972. - HARRISON A. C., *Fresh-water Fish and Fishing in Africa,* Nelson, Johannesburg, 1963. - HERALD E. S., *Living Fishes of the World,* Doubleday, New York, 1961. - HUBBS C.L., LAGLER K. F., *Fishes of the Great Lakes Region, University* Michigan Press, Toronto, Canada 1958. - JONES H. F. R., *Fish Migration,* Arnold, Londres, 1968. - LADIGES W., VOGT D., *Guida dei pesci d'acqua dolce d'Europa fino agli Urali e al Mar Caspio,* Labor, Milan, 1965. - LAGLER K., BARDACH J. E., MILLER R. R., *Ichthyology,* Wiley, New York, 1962. - LA GORCE O. J., *The Book of Fishes,* Nat. Geogr. Soc., Washington, 1961. - MARCUZZI G., *Ecologia animale,* Feltrinelli, Milan, 1968. - MARSHALL T. C., *Fishes of the Great Barrier Reef and Coastal Waters of Queensland,* Livingston, Sydney, 1965. - MUNRO I. S. R., *The Marine and Fresh Water Fishes of Ceylon,* Dept External Affairs, Canberra, 1955. - NIKOLSKII G. V., *Special Ichthyology,* Israel Program Sc. Transl., Jérusalem, 1961. - NORMAN J. R., *A History of Fishes,* Benn, Londres, 1963. - PALOMBI A., SANTARELLI M., *Gli animali commestibili dei mari d'Italia,* Heopli, Milan, 1961. - PINCHER C., *A Study of Fishes,* Jenkins, Londres. - POLL M., *Poissons marins,* Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, Bruxelles, 1947. - ROUX C., *Poissons téléostéens du Plateau continental brésilien. Ann. Inst. Océan.*, fasc. X, 1973. - SCHULTZ L., *The Ways of Fishes,* Van Nostrand, Londres, 1948. - SCORTECCI G., *Gli animali,* t. V, Labor, Milan, 1953. - SMITH J. L. B., *The Sea Fishes of Southern Africa,* Central News Agency, Le Cap, 1961. - SOLJANT., *Fishes of the Adriatic,* Nolit. Publ., Belgrade, 1963. - TORCHIO M., *La vita del mare,* Ist. Geogr. De Agostini, Novara, 1967. - TORCHIO M., *Animali d'acquario,* I.P.I., Milan, 1968. - TORTONESE E., *Gli animali superiori,* S.E.I., Turin, 1949. - TORTONESE E., *Leptocardia, Cyclostomata, Selachii,* Calderini, Bologne, 1956. - TORTENESE E., *Pesci e Cetacei del Mar Ligure,* Bozzi, Gênes, 1965. - TORTONESE E., LANZA B., *Pesci, Anfibi e Rettili,* Martello, Milan, 1968. - WHITLEY G., ALLAN J., *The Sea-horse and Its Relatives,* Georgian House, Melbourne, 1958.



▶ ***En 1938, un spécimen de* Latimeria chalumnae *fut le premier cœlacanthe à être ramené, vivant, par des pêcheurs.***

P. Summ - Jacana



A. Margiocco

◀ *Les Amphibiens sont répandus partout dans le monde sauf dans les régions arctiques, antarctiques et les îles océaniennes; ici, face ventrale du sonneur à ventre jaune* (Bombina variegata) *dans l'eau.*

AMPHIBIENS

Les Amphibiens *(Amphibia)* tirent leur origine des Poissons Crossoptérygiens, peut-être du genre *Eusthenopteron*, qui tentèrent d'abandonner le milieu aquatique au Dévonien, il y a plus de deux cent quatre-vingts millions d'années. L'expansion des Amphibiens a eu lieu à peu près du milieu du Carbonifère à la fin du Permien. Au Trias, ils laissèrent la place aux Reptiles, et, parmi les nombreuses formes qui survécurent, seul un nombre limité se transforma en Urodèles, Anoures et Apodes.

Les Amphibiens actuels sont caractérisés par une *peau nue,* très riche en glandes muqueuses et granuleuses, dont la sécrétion est destinée à conserver la souplesse et l'humidité des téguments. La couche cornée est quasiment absente. Ils possèdent quatre membres; les mains ont quatre doigts, et les pieds en possèdent cinq. Chez les Urodèles, ces quatre membres sont à peu près de la même taille quand les postérieurs ne sont pas absents; chez les Anoures, les pattes postérieures sont plus développées que les antérieures; quant aux Apodes, ils sont totalement dépourvus de membres. La queue, très longue chez les Urodèles, est atrophiée chez les Apodes et absente chez les Anoures.

Le *crâne* est articulé avec la colonne vertébrale par deux condyles; les côtes, lorsqu'elles sont présentes, ne s'articulent pas avec le sternum.

Le *cœur,* chez les adultes, est divisé en trois cavités; la circulation est double et incomplète; chez les larves, elle est semblable à celle des Poissons. La respiration des adultes se fait par des poumons, alors que les larves respirent au moyen de branchies. La température interne de ces Animaux est fonction de celle du milieu : les Amphibiens sont poïkilothermes, c'est-à-dire à sang froid.

La *fécondation* est soit interne (Urodèles), soit externe (Anoures). Seuls les Apodes, ainsi que les Anoures de la famille des Liopelmidés, possèdent des organes copulateurs. Les œufs, de petite taille, sont émis en faible nombre chez les Apodes, en grand nombre chez les Urodèles et en très grand nombre chez les Anoures. Les œufs les plus gros renferment une importante quantité de substances vitellines. L'embryon se développe sans être entouré par l'amnios. Les juvéniles ne ressemblent pas aux adultes; avant d'atteindre leur forme définitive et de pouvoir respirer l'air atmosphérique, ils subissent une métamorphose assez complexe, en restant habituellement dans l'eau. La métamorphose a parfois lieu dans l'œuf; les nouveau-nés ont alors l'aspect des adultes. Certains Anoures africains, et quelques Urodèles et Apodes sont vivipares.

Les Amphibiens sont répandus partout dans le monde, sauf dans les régions arctiques, antarctiques et les îles océaniennes. On en rencontre de moins 300 m à 4 500 m au-dessus du niveau de la mer. Leur systématique est assez complexe. A l'heure actuelle il n'existe pas de classification acceptée universellement. Dans le présent ouvrage nous suivrons celle de H.E. Colbert (1955). Cet auteur divise la classe des Amphibiens en deux sous-classes, les Apsidospondyles et les Lépospondyles, et en treize ordres, dont trois seulement ont survécu jusqu'à nos jours.

Classe des Amphibiens

□ *Sous-classe des Apsidospondyles*

— Super-ordre des Labyrinthodontes *

- ○ *Ordre des Ichthyostégaliens* *
- ○ *Ordre des Embolomères* *
- ○ *Ordre des Rachitomes* *
- ○ *Ordre des Trématosauriens* *
- ○ *Ordre des Stéréospondyles* *

— Super-ordre des Salientia

- ○ *Ordre des Éoanoures* *
- ○ *Ordre des Proanoures* *
- ○ *Ordre des Anoures*

□ *Sous-classe des Lépospondyles*

- ○ *Ordre des Aistopodes* *
- ○ *Ordre des Nectridiens* *
- ○ *Ordre des Microsauriens* *
- ○ *Ordre des Urodèles*
- ○ *Ordre des Apodes*

* *Groupes fossiles*

Sous-classe des Apsidospondyles

Les Apsidospondyles (en grec, « vertèbres à arc ») étaient caractérisés par des vertèbres à arc neural net et séparé du corps sous-jacent, l'ensemble constituant une colonne vertébrale. Ils possédaient quatre membres très robustes, les mains et les pieds étant pourvus de cinq doigts. Le crâne était massif; les dents implantées sur le maxillaire et le palatin. Apparus à la fin du Dévonien ou au début du Carbonifère, ils étaient représentés par des espèces très grandes, cuirassées ou non, et semblables du point de vue ostéologique aux Crossoptérygiens les plus anciens. Au cours de leur évolution, ils se divisèrent en deux branches, auxquelles on a donné rang de super-ordres, les *Labyrinthodontes*, tous fossiles, et les *Salientia*.

Les Salientia, c'est-à-dire les Amphibiens sauteurs, remontent au Carbonifère; les plus archaïques possédaient une queue et n'étaient pas sauteurs contrairement aux grenouilles, crapauds, etc. Mais, du fait de la morphologie particulière de leur squelette, ils étaient destinés à se transformer pour aboutir aux Anoures actuels.

Ordre des Anoures

Le principal caractère des Anoures *(Anura)* est l'absence de cou.

La *tête* atteint sa largeur maximale habituellement vers l'arrière. Vue de dessus, elle a la forme d'un triangle isocèle, à sommet plus ou moins obtus; la bouche est très large; les narines, petites, situées près de l'extrémité du museau, se touchent presque; les yeux, sauf exception, sont grands et saillants. Il n'y a pas d'oreille externe, mais la membrane tympanique est visible. Chez les genres *Hemiphractus*, *Megophis* et *Ceratophrys*, la tête est pourvue de cornes ou d'appendices.

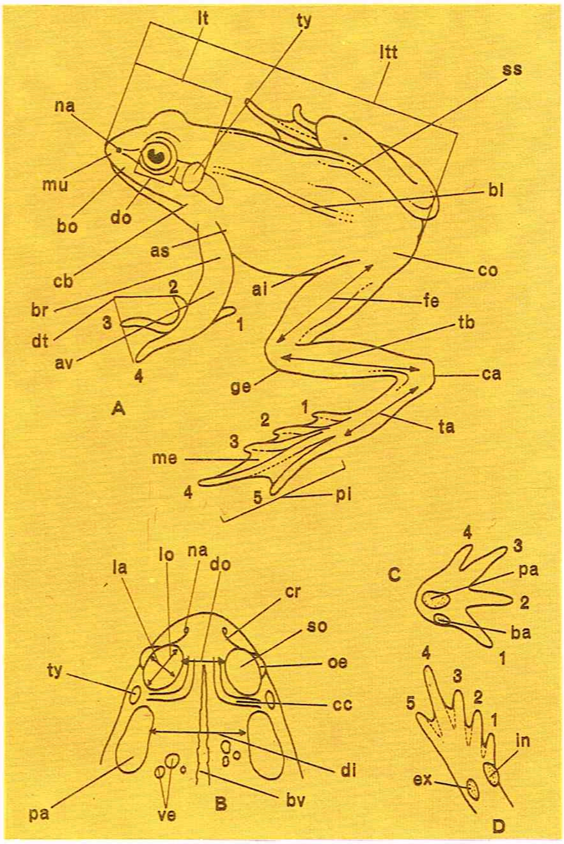
Les *pattes* antérieures, pourvues de quatre doigts libres, sont presque toujours plus robustes chez les mâles que chez les femelles; les pattes postérieures sont nettement plus élancées, avec cinq doigts réunis par des membranes; les formes arboricoles possèdent des disques adhésifs aux quatre doigts des membres antérieurs, doigts reliés par des membranes basilaires; les membres postérieurs sont plus musclés et beaucoup plus développés. Chez les formes terrestres, les doigts sont courts et dépourvus totalement, ou presque, de membranes, alors qu'il y en a chez les formes aquatiques. Certains Anoures sont pourvus à la partie inférieure du tarse d'un tubercule servant à creuser le sol.

La *peau,* très perméable, n'est pas fixée sur toute la surface du corps, mais seulement selon des lignes déterminées, ménageant entre elle et les tissus sous-jacents des sacs lymphatiques, très importants pour la régulation hydrique de l'Animal. Leur nombre est variable selon les espèces. La peau est riche en glandes muqueuses et granuleuses : les premières sont plus ou moins isolées et distribuées sur tout le corps; les secondes, plus grosses, sont groupées dans les verrues dorsales, derrière les orbites, sur les côtés du tronc, et donnent des formations élevées dites parotoïdes, très communes dans le genre *Bufo*. La sécrétion toxique des glandes granuleuses des *Dendrobates* est si active que les indigènes s'en servent pour empoisonner la pointe de leurs flèches. La peau peut s'imbiber d'eau, contenir des dépôts calcaires, et produire des formations cornées. On y trouve des chromatophores de trois types, disposés en trois couches : lipophores, à pigments jaunes, situés dans la couche superficielle; guanophores, à cristaux blancs de guanine, dans la couche intermédiaire; mélanophores, à pigments très foncés, dans la couche profonde. C'est la diversité de groupement de ces cellules qui détermine la coloration générale; ainsi les individus albinos sont dépourvus de chromatophores. Les changements les plus rapides de teintes ont lieu chez des formes insulaires et celles des lieux chauds et humides. Le changement de peau, ou mue, a lieu habituellement une fois par mois, mais diffère selon les genres, leur santé, la quantité et la qualité de leur nourriture et les conditions de milieu. L'Animal se débarrasse de sa dépouille en se tortillant et se grattant avec les pattes; après quoi, il dévore son exuvie.

Le *squelette* est cartilagineux et osseux; le crâne large, aplati et arrondi est constitué partiellement de cartilage. La masse encéphalique est très petite. Les principaux os crâniens sont, en haut, les fronto-pariétaux, en bas, le parasphénoïde et, en arrière, les occipitaux. Les deux branches mandibulaires, maxillaires et pré-maxillaires, sont, contrairement aux ptérygoïdes, presque toujours fines. La colonne vertébrale compte dix vertèbres (parfois seulement six), dites cervicales, thoraciques, lombaires, sacrées et coccygiennes; ces dernières sont soudées et constituent l'urostyle. Les vertèbres peuvent être amphicœles, c'est-à-dire concaves à l'avant et à l'arrière, ou procœles (concaves à l'avant), ou encore opisthocœles (concaves à l'arrière).

La ceinture scapulaire est composée de deux pré-coracoïdes et de deux coracoïdes, parfois aussi de deux clavicules situées au-dessus des pré-coracoïdes, d'un omosternum et d'un sternum; entre les coracoïdes se trouvent deux épicoracoïdes cartilagineux. A leur partie distale, les pré-coracoïdes et coracoïdes se relient aux clavicules, en formant une cavité où est logée la tête de l'humérus. Les Amphibiens ont deux types de ceinture scapulaire : arcifère et firmisterne. Dans le premier cas, l'épicoracoïde droit chevauche le gauche, alors que dans le second, les deux moitiés de la ceinture sont en contact selon la ligne médiane. La ceinture pelvienne est beaucoup plus simple, constituée de chaque côté par un os iliaque allongé qui s'appuie en avant sur l'apophyse de la vertèbre sacrée et forme, avec le pubis et l'ischion, l'acétabulum où se loge la tête du fémur. Aux membres antérieurs, l'humérus, court et robuste, s'articule distalement avec un seul os, provenant de la fusion du radius et du cubitus, relié aux carpiens. Ceux-ci portent les métacarpiens, sur lesquels s'articulent les phalanges. Le pouce n'est jamais visible quand le squelette de la main est couvert par les tissus mous. Le membre postérieur est constitué par un fémur rattaché à un os, résultant de la fusion du tibia et du péroné, lui-même articulé avec l'astragale et le calcanéum. Les cinq tarsiens sont très longs. La musculature est très développée seulement aux pattes postérieures des adultes.

La *bouche,* sauf chez les Microhylidés, est de dimension notable; la commissure buccale se situe au-delà de la verticale du bord postérieur de l'œil. La langue, absente seulement chez les Pipidés, ou Aglosses, est ovale, arrondie ou presque triangulaire, incisée au bord postérieur, adhérente au plancher buccal, ou présente le bord postérieur libre. Chez *Rhinophrynus,* la langue est triangulaire, pointue et libre à l'avant. Les dents sont minus-



▶ A, caractères morphologiques les plus remarquables des Ranidés : dt, doigts (numérotés de 1 à 4); av, avant-bras; br, bras; as, aisselle; cb, commissure buccale; do, diamètre oculaire; bo, bouche; mu, museau; na, narine; lt, longueur de la tête; ty, tympan; ltt, longueur tête + tronc; ss, saillies sacrées; bl, bande latéro-dorsale; co, coccyx; fe, fémur; tb, tibia; ca, calcanéum; ta, tarse; pi, pied (1 à 5 doigts), me, membrane; ge, genou; ai, aine. B, caractères morphologiques principaux des Bufonidés : pa, parotoïdes; ty, tympan; la, largeur supra-oculaire; lo, longueur supra-oculaire; na, narine; do, distance interorbitaire; cr, canthus rostralis; so, supra-oculaire; œ, œil; cc, crête du repli crânien; di, distance interparotoïdienne; bv, bande, ou trace, vertébrale; ve, verrues. C, caractères particuliers des membres antérieurs des Anoures : tubercules métacarpiens, palmaire (pa), basal (ba); 1 à 4 doigts. D, principaux caractères des membres postérieurs des Anoures : tubercules métatarsiens, interne (in) et externe (ex); 1 à 5 doigts.

cules, situées au bord interne ou supérieur des os, et peuvent se renouveler; elles se trouvent sur les prémaxillaires, les maxillaires, les mandibules, les vomers, les palatins, et plus rarement sur le parasphénoïde. Chez les mâles, des formations semblables à des dents sont implantées à l'extrémité antérieure de la mandibule.

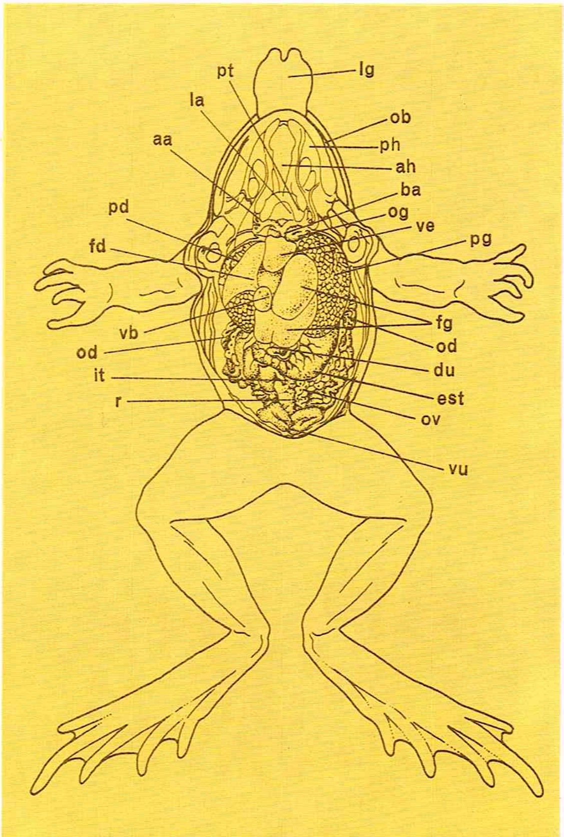
Le *cœur* des adultes est divisé en trois cavités : deux oreillettes, celle de droite précédée d'un sinus veineux, et un ventricule, prolongé par un bulbe artériel. La circulation est double et incomplète, le mélange entre le sang veineux et le sang artériel peu marqué, grâce à un déphasage des pulsations des deux oreillettes. Chez les larves, la circulation est semblable à celle des Poissons; leur cœur ne présente que deux cavités. Au cours de la métamorphose, le système circulatoire passe par des formes intermédiaires. Le système lymphatique, important, est constitué par des vaisseaux et des sacs sous-cutanés en relation avec la cavité péritonéale.

Chez les adultes, les *échanges respiratoires* se font grâce à des poumons, mais aussi et surtout à travers la peau. Les poumons, aux parois très fines, sont petits, peu trabéculés, et situés dans la partie antérieure de la cavité viscérale. Ils sont alimentés en air par une minuscule trachée d'où partent deux grandes bronches. Le larynx, placé entre les poumons et la cavité buccale, est très développé chez les mâles et constitue l'organe vocal. Les narines communiquent avec la partie antérieure de la cavité orale. Ne possédant pas de côtes, les Amphibiens ne peuvent effectuer de mouvements respiratoires pulmonaires; ils aspirent donc l'air par leurs narines et, grâce à l'élévation et à l'abaissement du plancher buccal et de la gorge, le font passer dans les poumons. Ces mouvements rythmiques sont très rapides : on en compte jusqu'à cent quarante par minute chez *Rana temporaria* et *Bufo bufo*. Chez les larves, les échanges respiratoires se font par les branchies et à travers la peau, en particulier celle de la queue. Les sacs vocaux sont externes ou internes; les Anoures qui en sont munis peuvent émettre des sons très forts, même sous l'eau.

Chez les mâles, les *reins*, allongés, aplatis et de couleur rouge-brun, sont situés sur les côtés de la partie postérieure de la colonne vertébrale. L'uretère est indépendant de la vessie urinaire et débouche directement dans le cloaque; chez certains genres, il reçoit un oviducte rudimentaire appelé canal de Müller. Les testicules, très variables selon les familles, sont situés ventralement par rapport aux reins, et fréquemment reliés à ces derniers par des vaisseaux efférents. Le sperme, formé dans les testicules, passe par ces vaisseaux, arrive dans les tubules rénaux, puis est conduit dans le cloaque par les uretères. Chez nombre d'Anoures, les uretères, à proximité du cloaque, sont dilatés en vésicules séminales. Chez les *Bufo*, les testicules sont reliés antérieurement à l'organe de Bidder, contenant des cellules-œufs non matures; si l'on supprime les testicules, cet organe se développe et devient un ovaire fonctionnel. Chez les femelles, les reins ont la même forme et la même position que chez les mâles, mais sont toujours indépendants de l'appareil génital proprement dit. Les oviductes sont des conduits très longs qui présentent une dilatation (ovisac) dans leur tronçon terminal. Ils aboutissent dans le cloaque, en avant de l'anus. Les œufs matures, en parcourant l'oviducte, s'enveloppent de matières gélatineuses qui facilitent la segmentation, puis s'accumulent dans l'ovisac. Les organes de Bidder, présents chez les femelles du genre *Bufo*, disparaissent lors de la maturité sexuelle.

Les Anoures présentent d'intéressants caractères sexuels secondaires : taille moindre des mâles, existence de sacs vocaux impairs ou pairs sur les côtés de la tête, dilatation des doigts des mains en période de reproduction et formation d'amples replis le long des flancs et des cuisses.

La *fécondation* des œufs est externe, sauf chez *Liopelma*. La plupart des Anoures pondent les œufs dans leur milieu et ne s'en occupent plus. Seules font exception quelques espèces qui préparent des nids rudimentaires, et d'autres où les mâles s'occupent des œufs puis des larves jusqu'à leur métamorphose. Les œufs, sphéroïdaux, contiennent plus ou moins de vitellus : les premiers sont gros (jusqu'à 1 cm de diamètre) et pondus en nombre limité; les seconds, bien plus petits, sont innombrables (jusqu'à trente-cinq mille par ponte, chez *Bufo marinus*). Ils sont entourés de couches de substances gélatineuses et d'une membrane



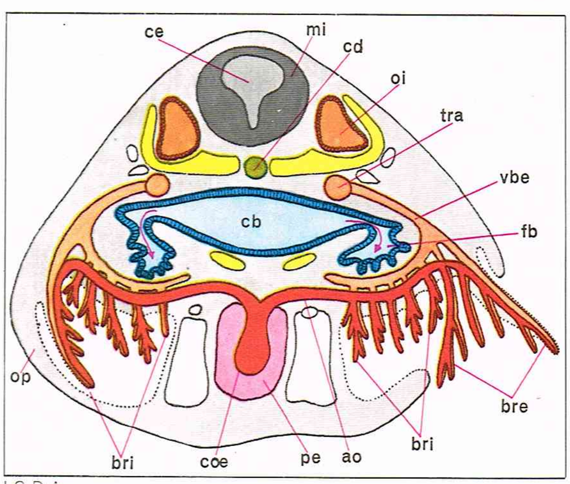
I.G.D.A.

◀ ***Structure anatomique interne d'une femelle de* Rana temporaria, *ou grenouille rousse : lg, langue dévaginée; ob, ouverture buccale; ph, processus antérieur de l'hyoïde; ah, appareil hyo-branchial; pt, processus thyroïdien de l'os hyoïde; la, larynx; aa, premier et second tronc aortique; ba, bulbe artériel; og, oreillette gauche; ve, ventricule; pg, poumon gauche; fg, lobe gauche du foie; od, oviducte; du, duodénum; est, estomac; ov, ovaire; vu, vessie urinaire; pd, poumon droit; fd, lobe droit du foie; vb, vésicule biliaire; it, extrémité de l'intestin grêle; r, rectum.***

fortement adhésive. Selon les familles, ils peuvent se développer à l'intérieur des femelles, ou être pondus sur le sol où ils se segmentent en donnant naissance à des larves qui se transforment en individus à peu près semblables à leurs parents. Le plus souvent, les œufs sont pondus dans l'eau, où ils commencent immédiatement à se segmenter.

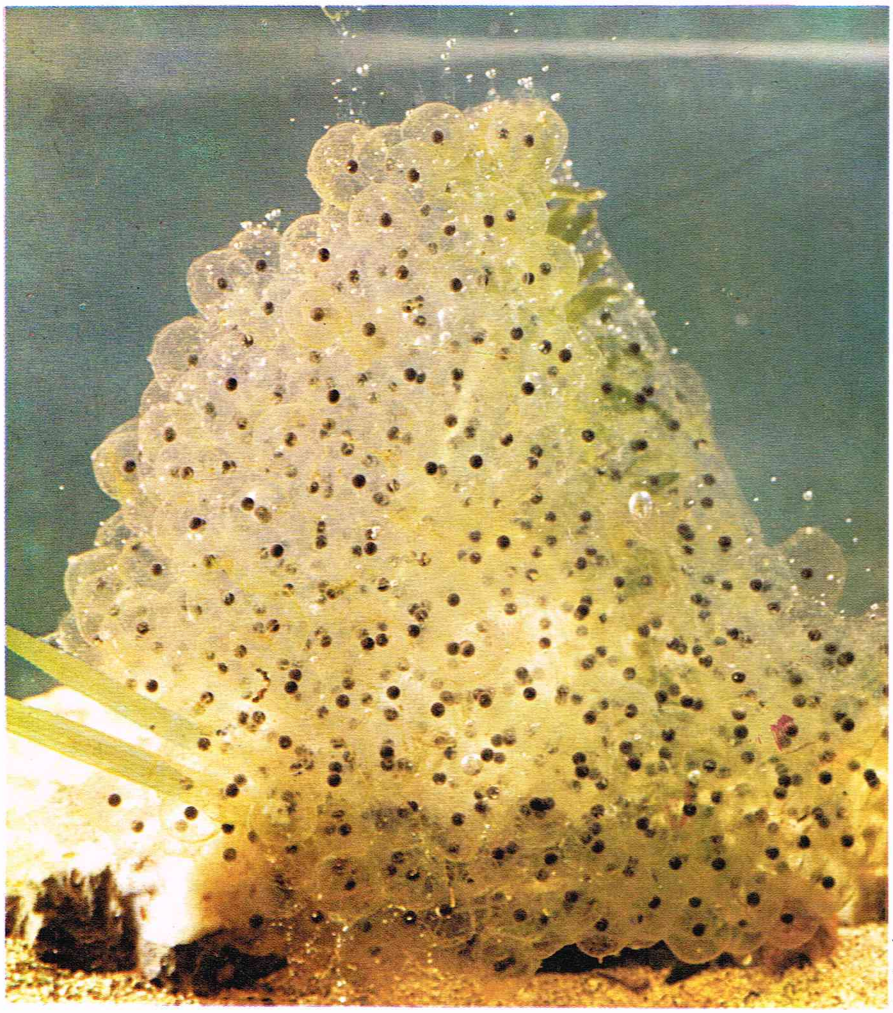
Les phases de la métamorphose varient beaucoup selon la position systématique des espèces. Généralement, dès que les œufs sont dans l'eau, les embryons (trapus, à tête sphéroïdale à peine séparée du tronc, à queue rudimentaire, dépourvus de bouche, d'anus et d'yeux, et à branchies externes à peine ébauchées) désagrègent l'enveloppe de l'œuf, en sortent, et, grâce à deux organes adhésifs placés à l'endroit de la future bouche, s'accrochent à l'enveloppe abandonnée ou aux plantes immergées.

En quelques jours, les ébauches de branchies se développent sous forme de ramuscules, de chaque côté de la tête; la bouche se marque par un sillon transversal à l'avant et en bas de la tête; les narines et les yeux s'ouvrent; la queue s'allonge et se divise en une partie centrale musculeuse entourée de membranes natatoires; enfin, l'intestin se développe et l'anus se forme. Ensuite, les



I.G.D.A.

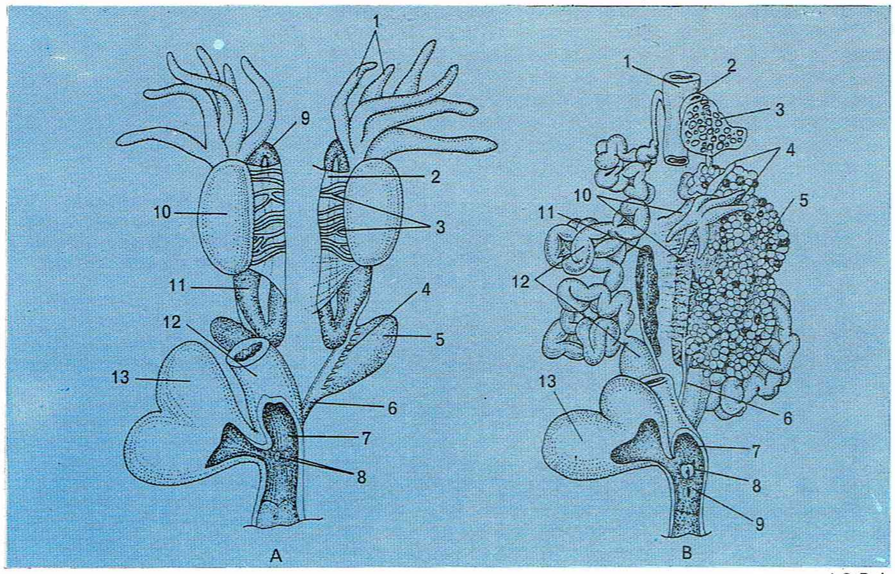
◀ ***Coupe transversale, schématique et théorique, d'un têtard de grenouille, au niveau du premier arc branchial : ce, canal de l'épendyme; mi, moelle épinière; cd, corde dorsale; oi, oreille interne; tra, troncs aortiques; cb, cavité buccale; vbe, vaisseau branchial efférent; fb, partie buccale de la fente branchiale; bre, branchies externes; bri, branchies internes; ao, arc aortique; pe, péricarde; cœ, cœur; op, opercule.***



A. Margiocco

▲ **Œufs de** Rana dalmatina **(la grenouille agile) entourés de substance gélatineuse.**

branchies ramifiées se résorbent, remplacées par des branchies internes, d'abord protégées par un repli dermique, puis logées dans une chambre qui communique avec l'extérieur par le spiracle. Parallèlement, la tête et le tronc se constituent en un ensemble ovoïdal ; les yeux, peu saillants et dépourvus de paupières, deviennent plus évidents ; la bouche acquiert deux étuis cornés ; les lèvres s'épaississent et sur leur surface interne apparaissent des dents cornées, dont le nombre, la disposition et la structure permettent de déterminer les espèces même à l'état larvaire ; la queue enfin se développe.



I.G.D.A.

A ce stade, la larve est un têtard qui se déplace grâce à sa queue robuste et se nourrit d'Algues filamenteuses ou de particules végétales. Après un certain temps, les membres postérieurs se forment, suivis, après un développement avancé, des membres antérieurs rompant la peau qui les recouvre. Pendant cette phase, si les pattes ou la queue sont cassées, elles sont rapidement régénérées, cette capacité de régénération diminuant lorsque la métamorphose est terminée. Enfin, la queue s'atrophie, les branchies se résorbent, remplacées par les poumons ; le spiracle disparaît, le système circulatoire se modifie, les yeux sont pourvus de paupières et la bouche prend peu à peu la forme adulte.

Le *système nerveux central* des Anoures est constitué par un encéphale assez petit, avec des lobes olfactifs soudés, des hémisphères cérébraux séparés, et un cervelet peu développé. La glande pinéale, présente chez divers têtards et adultes, reste rudimentaire ; c'est une zone arrondie, dépourvue de pigments, transparente, située à la partie supérieure de la tête. La moelle épinière s'arrête à la base de l'urostyle.

Les *yeux* sont normalement très grands, assez mobiles, et protégés par trois paupières dont la médiane, ou paupière nictitante, est très mobile et très transparente. Seules quelques rares espèces n'ont pas de paupières à l'âge adulte. En général, les Anoures sont pourvus d'oreilles moyenne et interne communiquant par la fenêtre ovale. L'oreille moyenne communique normalement avec le pharynx, par la trompe d'Eustache. L'*appareil olfactif*, très développé, consiste en une série de chambres intercommunicantes des narines à l'organe de Jacobson. Les Anoures n'ont pas un sens gustatif très développé, néanmoins ils possèdent sur la langue, les mâchoires et le palais des récepteurs gustatifs, très développés chez les têtards. Le toucher est dévolu à des terminaisons nerveuses libres, situées sur la tête, le dos et les pattes. Les organes de la ligne latérale sont présents uniquement chez les larves et certaines espèces strictement aquatiques.

A l'exception de certaines espèces arboricoles, les Anoures qui habitent loin de l'eau s'y rendent au moment de la reproduction. Le jour, presque tous restent dans l'eau ou sur les plantes ; la nuit, ils chassent toutes sortes de petits Animaux vertébrés ou invertébrés, mais sont capables de jeûner durant plusieurs mois. Ils résistent très bien aux basses températures, ainsi qu'à la canicule, dans certaines limites d'humidité atmosphérique. L'hibernation est un fait normal chez presque toutes les espèces, alors que l'estivation a surtout lieu chez les Anoures des oasis sahariennes. La taille, mesurée du museau à l'extrémité du dos, varie de moins de 2 cm *(Sminthillus limbatus)* à 30 cm *(Rana goliath)*. La longévité extrême de ces Animaux ne dépasse pas cinquante-cinq ans *(Megalobatrachus japonicus)*. Du point de vue économique, ils sont fort utiles, dévorant d'énormes quantités d'Insectes nuisibles. Exception faite des zones les plus froides et des îles volcaniques, les Anoures sont pratiquement cosmopolites, du niveau de la mer à 4 000 m d'altitude. Leur systématique est la plus compliquée de toute l'herpétologie. Actuellement, la classification la plus suivie est celle de G.K. Noble, principalement fondée sur le type des vertèbres. Cet auteur divise les quelque deux mille espèces d'Anoures en cinq sous-ordres.

Sous-ordre des Amphicœles

Les Amphicœles *(Amphicoela)* sont des Amphibiens dépourvus de queue, dont les vertèbres ont deux cavités, antérieure et postérieure. Ils comptent une seule famille.

Les **Liopelmidés** *(Liopelmidae)*, représentés par deux genres, *Liopelma* (Nouvelle-Zélande) et *Ascaphus* (nord-ouest des États-Unis), sont les Anoures actuels les plus primitifs. Ils ont une livrée à fond grisâtre, avec des barres et de petites taches noires et jaunes. Les *Ascaphus* mâles possèdent un organe copulateur saillant hors du cloaque et terminé en pointe.

Sous-ordre des Opisthocœles

Caractérisés par des vertèbres à cavité postérieure, les Opisthocœles *(Opisthocoela)* comptent trois familles.

Les **Pipidés** *(Pipidae)* ne possèdent pas de langue (Aglosses), parfois pas de dents et le plus souvent pas de paupières. La ceinture scapulaire est de type firmi-



A. Margiocco



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ ***De gauche à droite, phases de la métamorphose de la rainette verte*** **(Hyla arborea)** ***; à l'extrême droite, stade auquel l'Animal est apte à sortir de l'eau.***

sterne. On divise la famille en deux sous-familles, *Pipinés* et *Xénopinés*.

Les Pipinés comprennent deux genres, *Pipa* et *Protopipa,* tous deux d'Amérique du Sud. La femelle de *Pipa pipa* mesure 20 cm; les doigts de la main sont raides comme des bâtonnets et pourvus à l'extrémité de quatre petits appendices en forme d'étoiles (astérodactyles); les doigts du pied sont palmés jusqu'à l'extrémité. Sa couleur est olivâtre, brune ou noirâtre sur le dessus, et plus claire en dessous. A l'époque de la reproduction, on voit apparaître sur le dos de la femelle une série de fossettes, dans lesquelles le mâle remonte les ovules et les féconde. Les larves naissent au bout de soixante-dix à quatre-vingts jours et se métamorphosent dans de petits alvéoles fermés par des opercules cornés qui sont rompus à l'éclosion.

Les Xénopinés vivent dans les eaux douces d'Afrique, du tropique du Cancer à l'Afrique du Sud. Les espèces *Xenopus muelleri, X. calcaratus* et *X. laevis* sont caractérisées, selon les formes, par un long tentacule sous l'œil, un tubercule corné sur le métatarse et les trois doigts internes des membres postérieurs pourvus d'étuis cornés noirs. La coloration du dos est brun verdâtre marbré, celle du ventre uniformément blanchâtre.

Les Xénopinés sont utilisés en laboratoire; ainsi l'urine de femme enceinte, injectée à des femelles de *Xenopus,* provoque la ponte des œufs.

Les **Rhinophrynidés** *(Rhinophrynidae),* grands fouisseurs et grands prédateurs d'Insectes (surtout de termites), sont répandus au Mexique et au Guatemala. Ils ne possèdent pas de dents. Ils n'ont pas de sternum mais un omosternum rudimentaire. La langue, libre à la partie antérieure, peut être projetée hors de la bouche comme celle des Mammifères. Ils ont une livrée brun olivâtre ou gris bleuté, avec des taches jaunes irrégulières, s'unissant souvent sur le dos en une ligne vertébrale. Les deux sexes possèdent sur le pré-pouce un tubercule corné avec lequel ils creusent le sol et les nids de termites.

Les **Discoglossidés** *(Discoglossidae)* possèdent une ceinture scapulaire arcifère. La langue, discoïdale, est complètement attachée au plancher de la bouche ou à peine libre en arrière. La famille habite l'Europe, l'Afrique nord-occidentale et l'Asie, et peut vivre vingt ans dans la nature. Les *Bombina* sont représentés en Europe et autour de la Méditerranée par *Bombina bombina* ou crapaud à ventre de feu, d'Europe centrale, et *Bombina variegata* ou crapaud à ventre jaune, d'Europe occidentale, méridionale et centrale. Le mâle possède des excroissances noirâtres à la face inférieure de l'avant-bras et à certains doigts de la main et du pied. Excité, il émet une substance volatile blanchâtre très irritante pour les muqueuses; inquiété, il peut aussi se mettre sur le dos, les mains sur les yeux et les pattes arrière renversées.

La reproduction a lieu deux ou trois fois par an, de mai à octobre. Les œufs sont pondus un à un ou par groupes, à des intervalles de plusieurs heures, au nombre d'environ quatre-vingts à cent par ponte.

Les *Discoglossus* habitent, de façon discontinue, le pourtour de la Méditerranée. Ils sont représentés par : *D. pictus* (péninsule Ibérique sauf les Pyrénées centrales, sud-ouest de la France, Afrique du Nord et îles de la Méditerranée occidentale); *D. sardus* (Sardaigne, Corse et îles d'Hyères); *D. nigriventer* (Palestine). Les discoglosses ne possèdent pas de glandes parotides; typiquement aquatiques, ils fréquentent de préférence les étangs, les marécages, les ruisseaux, et même les eaux saumâtres. Quand la température descend en dessous de 9 °C, ils se cachent dans des trous creusés sous les pierres, sur les rives des cours d'eau, ou dans les fentes des roches; là, ils estivent ou hivernent en groupes. L'accouplement, qui dépend uniquement de la température (environ 30 °C), est assez limité. L'amplexus est lombaire et dure moins de



Papini

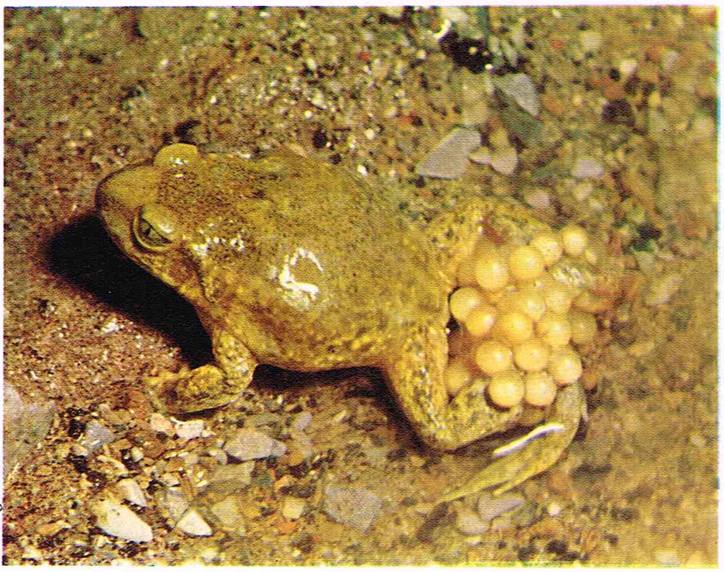
◄ **Hyla arborea.**

◄ ***Page ci-contre, en bas : organes génito-urinaires de*** **Rana esculenta** ***: A, mâle; 1, corps adipeux; 2, replis du péritoine soutenant le testicule; 3, canaux efférents; 4, canaux de la vésicule séminale; 5, vésicule séminale; 6, uretère; 7, cloaque; 8, orifices de l'uretère; 9, glande surrénale; 10, testicule; 11, rein; 12, rectum; 13, vessie urinaire. B, femelle : 1, œsophage; 2, ouverture de l'oviducte; 3, poumon gauche; 4, corps adipeux; 5, ovaire gauche; 6, uretère; 7, cloaque; 8, orifice de l'oviducte; 9, orifice de l'uretère; 10, replis du péritoine soutenant l'ovaire; 11, rein; 12, oviducte; 13, vessie urinaire.***

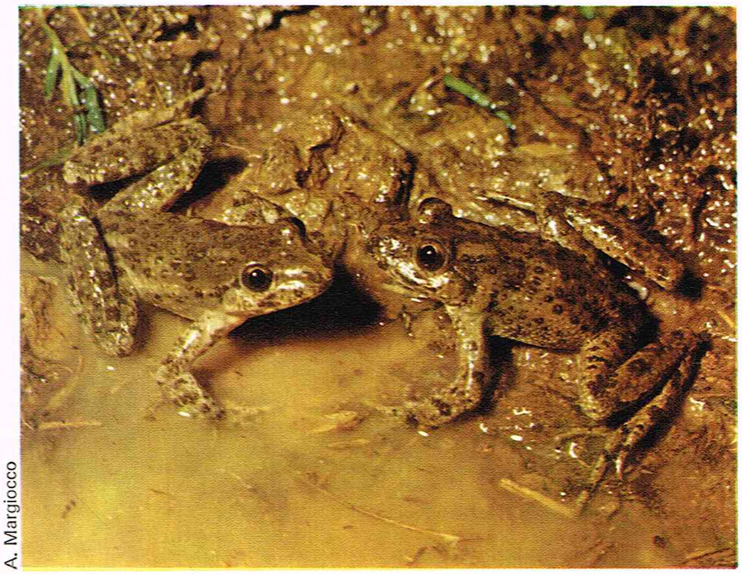


A. Margiocco

◄ ***Sonneur à ventre jaune*** **(Bombina variegata)*****, Amphibien assez commun en Europe méridionale.***



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ *A gauche, alyte ou crapaud accoucheur* (Alytes obstetricans) *en train de féconder les œufs. A droite, deux exemplaires de pélodyte ponctué* (Pelodytes punctatus) *habitant dans le sud-ouest de l'Europe.*

deux minutes. La reproduction a lieu normalement trois fois par an, mais peut être observée toute l'année si la température et le degré hygrométrique de l'atmosphère s'y prêtent. La femelle pond environ trois cents œufs qui, au contact de l'air, gonflent rapidement. Ces œufs ne sont pas émis tous à la fois mais généralement en groupes de vingt à cinquante, et tombent au fond.

Ces Anoures se nourrissent de Diptères (moustiques et mouches), d'Araignées, de Coléoptères et de Lépidoptères. Eux-mêmes sont la proie de Mammifères, d'Oiseaux et de serpents *(Natrix* et *Coluber)*. Dans la nature, ils vivent environ 11 ans, à des altitudes de 0 à 2 250 m (au Maroc).

Semblables morphologiquement aux crapauds avec des glandes parotides plus ou moins distinctes, les *Alytes* ont la même répartition géographique : *A. cisternasii* vit dans la péninsule Ibérique et *A. obstetricans*, ou crapaud accoucheur, en Europe occidentale et au Maroc. La longueur maximale de ces espèces est de 5,5 cm. Le mâle a habituellement un corps légèrement plus court et des avant-bras plus robustes que la femelle; cette dernière possède fréquemment une rangée latérale de verrues rougeâtres. Ces Animaux nocturnes et lents résistent très bien à la sécheresse; ils fouissent à l'aide de leurs pattes antérieures, mais préfèrent les refuges naturels.

La reproduction a lieu au printemps ou en été, à terre; l'amplexus, qui dure plus d'une heure et demie, est d'abord lombaire, puis devient graduellement antérieur, de sorte que le mâle finit par embrasser la tête de la femelle. Les œufs, jaunes et gros, forment de longs chapelets que le mâle enroule autour de ses pattes postérieures. Au bout de deux à sept semaines, lorsque les œufs se sont transformés en têtards, le mâle pénètre dans l'eau et en



Papini

▶ Discoglossus sardus *habite la Sardaigne, la Corse ainsi que les îles de Montecristo, Giglio, Port-Cros, Levant et Hyères.*

ressort dès que toutes les larves se sont libérées des enveloppes ovulaires. La femelle pond vingt à soixante œufs à la fois, deux à quatre fois par an; le mâle peut s'accoupler deux ou trois fois. La métamorphose dure trois mois ou plus d'un an. En terrarium-aquarium ces Anoures vivent jusqu'à 5 ans. On les rencontre du niveau de la mer jusqu'à 2 000 m d'altitude (Pyrénées).

Sous-ordre des Anomocœles

Les Anomocœles *(Anomocoela)* représentent un sous-ordre transitoire entre les Opisthocœles et Amphicœles d'une part, et les Procœles d'autre part. Les huit premières vertèbres sont habituellement procœles, et la vertèbre sacrée est soudée au coccyx ou articulée à celui-ci par un seul condyle.

Les **Pélobatidés** *(Pelobatidae)*, unique famille de ce sous-ordre, rappellent par leur forme aussi bien les crapauds que les grenouilles. La ceinture scapulaire est arcifère, et les apophyses transverses de la vertèbre sacrée sont très dilatées. La famille est répandue dans presque tout l'hémisphère boréal, dans l'archipel indo-malais, et les îles Seychelles.

Les *Pelobates* ne possèdent pas de glandes parotides et ont un tubercule métatarsien gros, dur, semi-lunaire et à bord coupant. *Pelobates cultripes*, ou crapaud à couteaux, habite le midi de la France, la péninsule Ibérique et le Maroc, *P. syriacus* les Balkans et l'Asie Mineure, et *P. fuscus*, ou pélobate brun, presque toute l'Europe. Les mâles ont des bras pourvus dorsalement d'une grosse formation glandulaire ovoïdale et lisse; dérangés, ils émettent une sécrétion d'odeur légèrement aliacée et poussent parfois de grands cris, ouvrant la bouche comme s'ils voulaient mordre. Le pélobate brun, nocturne et bon sauteur, passe le jour dans des trous profonds qu'il creuse rapidement avec ses pattes postérieures. Il est diurne seulement à l'époque des amours, de mars à juillet.

La femelle pond de mille deux cents à deux mille trois cents œufs, réunis en un cordon gélatineux de 80 cm à 1 m, enroulé sur des Végétaux aquatiques. Cette espèce vit jusqu'à 11 ans, et se rencontre au niveau de la mer à un peu plus de 400 m d'altitude.

Les *Pelodytes* sont caractérisés par la présence des glandes parotides et par un tubercule métatarsien, petit et émoussé. *Pelodytes punctatus* habite l'Europe occidentale. Le mâle se reconnaît à ses pattes antérieures plus fortes et plus longues, et à des groupes d'excroissances cornées brun foncé ou noires sur les côtés de la poitrine, aux avant-bras et sur le bord interne des deux premiers doigts de la main. Il va à l'eau seulement au moment des amours, qui peuvent avoir lieu à tout moment de l'année. Les œufs sont pondus dans les eaux stagnantes riches en végétation, sur laquelle ils sont fixés en cordons souvent fragmentés. La femelle dépose de mille à mille six cents œufs à la fois. L'embryon, initialement dépourvu de queue et de branchies, éclôt au bout de plusieurs jours. Le mâle adulte atteint 4,5 cm de long.



J. Lescure

◀ ***Les Dendrobatinés, aux couleurs vives, ont les bouts des doigts fortement dilatés et pourvus de disques adhésifs ; ici* Dentrobates tinctorius.**

▼ **Bufo bufo, *le crapaud commun, se nourrit d'Invertébrés et détruit de nombreux Insectes nuisibles.***



A. Margiocco

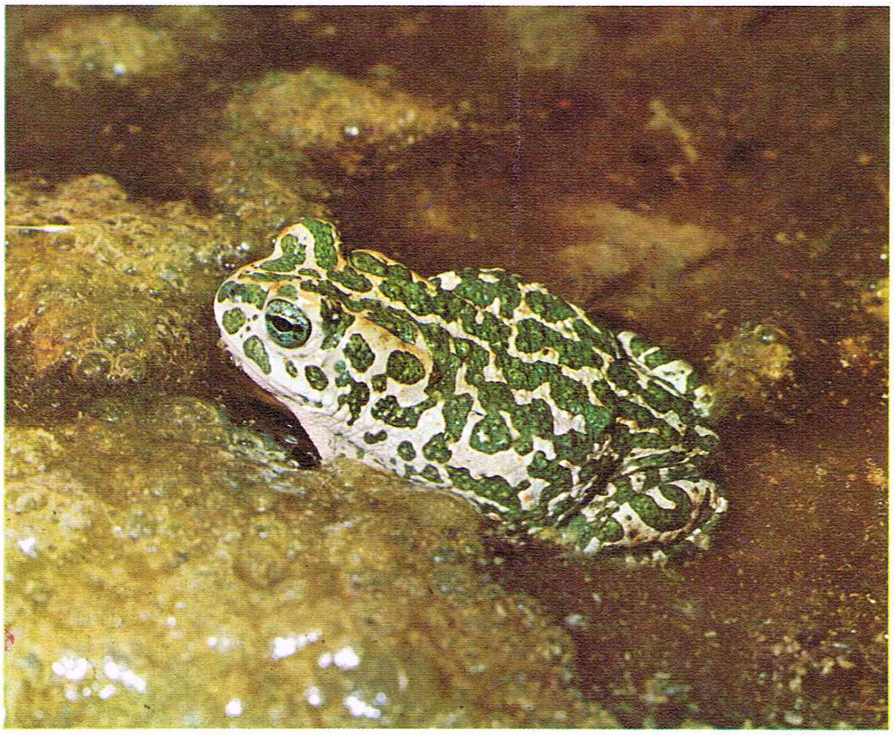
Sous-ordre des Procœles

Les diverses espèces de Procœles (*Procoela*) possèdent, comme leur nom l'indique, des vertèbres à cavité antérieure. Le coccyx est articulé avec la vertèbre sacrée par deux condyles. Elles possèdent de cinq à huit vertèbres présacrées. La musculature des pattes postérieures est très développée. Ce sous-ordre est divisé en cinq familles.

Les **Bufonidés** *(Bufonidae)* sont caractérisés par l'absence de dents, des apophyses transverses dilatées aux vertèbres sacrées, une ceinture scapulaire arcifère, l'absence fréquente de l'omosternum, et un sternum cartilagineux ou calcifié.

Le crapaud commun *(Bufo bufo)* habite le nord-ouest de l'Afrique, l'Europe et l'Asie tempérée jusqu'au Japon inclus, du niveau de la mer à 3 000 m d'altitude (au Tibet). Ses orteils sont pourvus d'un tubercule subarticulaire double ; son dos ne présente pas de taches vertes. La femelle des formes du sud de l'Europe atteint une longueur de 20 cm, le mâle ne dépassant pas 10 cm. Ce dernier a les avant-bras plus gros, avec un groupe d'excroissances cornées noires. Exclusivement crépusculaire et nocturne, sauf à l'époque de la reproduction et après la métamorphose, il se cache pendant le jour, ainsi qu'au cours de l'estivation et de l'hivernation, sous les pierres, dans les décombres, dans les galeries qu'il creuse, etc. Il se nourrit d'Invertébrés et détruit de nombreux Insectes nuisibles. Il est la proie des grosses femelles de *Natrix natrix*. Il résiste bien à la sécheresse ; il marche et saute avec maladresse, mais nage remarquablement. L'amplexus est axillaire, l'accouplement, souvent commencé à terre, s'effectue dans l'eau, et peut durer des semaines. Pendant la reproduction, le mâle émet des coassements caractéristiques. Les œufs sont pondus en un seul cordon gélatineux atteignant 5 m que la femelle enroule autour des plantes aquatiques ou qu'elle abandonne, exceptionnellement, au fond de l'eau. Les œufs, noirs, sont au nombre de deux cents à sept mille. La ponte a lieu surtout en mars et en avril, dans les eaux douces ou saumâtres calmes, peu profondes, de préférence limpides, et dont la végétation peut être abondante ou non. Les têtards sont petits et noirâtres ; ils atteignent au maximum 32 mm de long, leur queue mesurant 20 mm. Celle-ci a l'extrémité arrondie et ne remonte pas sur le dos. Vers la fin du mois de juin, les quatre membres sont bien développés, et le jeune crapaud, qui possède encore un fragment de queue, abandonne le milieu aquatique. A ce moment, les juvéniles mesurent 1 cm de long ; ils sont de couleur générale gris foncé avec le ventre noirâtre et atteignent une longueur de 5 cm en novembre. La maturité sexuelle a lieu vers l'âge de 4 ans.

En captivité, le crapaud peut vivre 36 ans, et survivre environ 15 mois sans nourriture. La bufaline et la bufoténine, que sécrètent ses glandes muqueuses et granuleuses, sont des paralysants du cœur et du système nerveux. L'injection sous-cutanée de 45 mg de venin sec par poids corporel provoque la mort du chien. Cependant, du fait de l'absence d'organe inoculateur, ces Anoures ne présentent aucun danger pour l'homme.



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ *A gauche, le crapaud vert* (Bufo viridis) *est présent dans tout le bassin méditerranéen.*
A droite, le crapaud des joncs (Bufo calamita) *; bon grimpeur, coureur et fouisseur, il vit habituellement dans les zones sableuses, près des marais et des étangs.*

▼ *Avec ses 22 cm de long, le crapaud marin* (Bufo marinus) *est le géant de la famille des Bufonidés; il est répandu sur le continent américain.*



A. Margiocco

Le crapaud vert *(Bufo viridis)*, qui habite l'Afrique au nord du Sahara, l'Europe centrale et méridionale, ainsi que l'Asie du Sud-Ouest et centrale jusqu'à la Mongolie, est présent dans tout le bassin méditerranéen. On le rencontre du niveau de la mer à 4 700 m d'altitude (au Tibet). Il a le dos tacheté de vert, et présente également d'autres petites taches rouges légèrement en relief. Plus aquatique et plus agile que le crapaud commun, il est moins nocturne. Il passe l'hiver sous la mousse, à la base des buissons, ou sous des pierres, toujours loin de l'eau. Les amours ont lieu, selon les régions et les années, de mars à août. Les œufs sont plus petits et plus nombreux (dix à douze mille) que chez *B. bufo*. L'éclosion a lieu quatre ou cinq jours après la ponte. La période larvaire dure environ deux mois. Lorsqu'il est irrité, le crapaud vert répand une odeur alliacée. Comme de nombreuses autres espèces de *Bufo*, il vit aussi en colonies qui couvrent un territoire d'environ 3 km², et les mâles s'accouplent toujours avec les mêmes femelles.

Le crapaud des joncs *(Bufo calamita)* se rencontre dans la péninsule Ibérique, en Europe occidentale, dans le sud de la Scandinavie, en Tchécoslovaquie et en Russie occidentale. Les orteils sont réunis à la base par une membrane; on observe, le long de la zone vertébrale, une ligne jaune ou rougeâtre. Le mâle se distingue, entre autres caractères, par un sac gulaire bleuâtre ou violacé qui peut se dilater au point de devenir plus volumineux que la tête. Les deux sexes portent sur le dos de nombreuses verrues plates de différentes tailles. Grégaire, crépusculaire et nocturne, ce crapaud vit habituellement dans les zones sableuses, près des marais et des étangs; le jour, il se cache sous des Végétaux en putréfaction. Bon grimpeur, coureur et fouisseur, il se défend en sécrétant une substance écumeuse, blanchâtre, dont l'odeur rappelle celle du caoutchouc brûlé. Au printemps ou au début de l'été, la femelle pond dans l'eau de deux à quatre mille œufs, en deux longs cordons gélatineux habituellement accrochés à la végétation immergée. En captivité, ce crapaud vit jusqu'à 15 ans.

Bufo regularis (12 cm) vit du sud de l'Arabie au delta du Nil, et de certaines oasis sahariennes au cap de Bonne-Espérance. Il supporte la chaleur du désert en s'enfouissant dans le sable, à proximité des points d'eau, jusqu'à 30 à 40 cm de profondeur. *Bufo mauritanicus* habite du pays berbère et du Sahara espagnol jusqu'au Niger. La plus grosse espèce est *Bufo marinus* (22 cm), largement répandu à travers le continent américain. Nocturne et très vorace, il se nourrit d'Insectes, de Reptiles, d'Amphibiens, d'Oiseaux et de Rongeurs. Il vit environ 10 ans en captivité; c'est l'espèce la plus intelligente du genre.



A. Margiocco

◀ **Ceratophrys dorsata,** ***Amphibien Anoure, massif et quelque peu hideux.***

Nectophrynoides possède un omosternum et des phalanges terminales en forme de T. C'est le seul genre d'Anoure vivipare. *N. vivipara* et *N. tornieri* vivent dans les montagnes de Tanzanie. *N. occidentalis* a été décrit en 1943 d'après des spécimens découverts en Guinée. Au cours de la reproduction, les mâles abouchent leur ouverture cloacale avec celle des femelles, et émettent les éléments fécondateurs. Le nombre des œufs pondus varie de sept à cent trente. Les têtards, qui peuvent atteindre 10 mm et ne possèdent ni lèvres ni dents cornées, se développent dans l'utérus maternel, et sont mis au monde à la fin de la métamorphose.

Les membres de la famille des **Brachycéphalidés** *(Brachycephalidae)* ont une grande tête, une ceinture scapulaire firmisterne, des vertèbres procœles souvent soudées les unes aux autres et la musculature des membres postérieurs bien développée.

Les *Brachycéphalinés* sont caractérisés par l'absence d'omosternum et de disques digitaux, leur petite taille, leurs très belles couleurs, de nombreux petits tubercules dorsaux, et une plaque calcaire sur le dos. *Brachycephalus ephippium*, long de 2 cm, habite uniquement les forêts humides du Brésil ; le dos et le ventre sont jaune vif, et la plaque calcaire est brune.

Les *Dendrobatinés*, qui vivent dans les forêts denses près des lacs d'Amérique centrale et du Sud, ont toujours un omosternum, souvent ossifié, et deux écussons dermiques au bout des doigts, fortement dilatés et pourvus de disques adhésifs.

Les espèces sont nombreuses, particulièrement dans les genres *Phyllobates* et *Dendrobates*. Les premiers, sont arboricoles, et rappellent beaucoup les rainettes. La femelle pond dans des cavités du sol remplies d'eau de pluie. Après la naissance des larves, le mâle prend les têtards sur le dos et les transporte dans des lieux humides. Les dendrobates diffèrent du genre précédent par la présence de dents maxillaires et par des couleurs très vives. *Dendrobates auratus* a le dos noir avec de grandes taches jaune verdâtre à reflets dorés et le ventre bleu. Ces Anoures possèdent des glandes sécrétrices d'un venin très actif, qui agit principalement sur le système nerveux ; leur sang lui-même est venimeux.

Les *Rhinodermatinés* ont un omosternum, un sternum cartilagineux, et les doigts des mains non dilatés à l'extrémité. *Rhinoderma darwini* des forêts humides du Chili présente à l'extrémité du museau un petit appendice dermique. Cet Anoure, grimpeur agile et excellent sauteur, capture habituellement les Insectes en effectuant des sauts de 50 à 60 cm. La femelle pond jusqu'à trente œufs, réunis les uns aux autres.

Les mâles s'assemblent en grand nombre pour surveiller d'abord la ponte, puis la segmentation des œufs, qui a lieu de dix à vingt jours plus tard. Dès que l'embryon s'est développé, ils introduisent de cinq à vingt-cinq œufs dans leur sac vocal, et les gardent jusqu'à la fin de la métamorphose.

Les **Leptodactylidés** *(Leptodactylidae)* habitent tout le continent américain au sud du Canada, l'Australie et la Nouvelle-Guinée. Ils présentent des caractères semblables à ceux des Bufonidés, dont ils diffèrent par la présence de dents maxillaires et par le mode de reproduction. *Leptodactylus* possède une langue de forme ovale, à peine entaillée postérieurement ; les doigts des mains sont légèrement dilatés à l'extrémité, les orteils pratiquement dépourvus de membrane. A la saison des pluies, cet Anoure pond jusqu'à quatre-vingt-dix œufs, réunis dans des masses de substance mucilagineuse fortement émulsionnée ; la ponte se fait près de l'eau et à l'abri de la végétation. Dans les cañons rocheux d'Amérique centro-septentrionale vivent des représentants du genre *Eleutherodactylus*, qui recouvrent leurs œufs de terre, et dont les mâles émettent des coassements qui font penser à des aboiements. *Ceratophrys* (15 cm), massif, d'aspect hideux, polychrome, possède des « sourcils » très relevés, triangulaires et parfois porteurs d'une pointe aussi longue que le diamètre de l'œil. Quand il a peur, il se gonfle démesurément et se défend en mordant. *Notaden bennetti* est l'espèce qui augmente le plus de volume en cas de danger ; elle habite les régions arides de l'Australie orientale ; sa livrée est olivâtre clair sur le dos, avec une tache foncée en forme de croix.

Les **Centrolénidés** *(Centrolenidae)* ont été séparés des Hylidés et élevés au rang de famille. Très proches des rainettes du point de vue morphologique, ces Anoures sont également arboricoles ; vivant à proximité des ruisseaux, ils sont répandus du Mexique au Pérou et en Argentine. *Cochranella colymbiphyllum*, du Costa Rica, ne dépasse pas 3 cm.

Les **Hylidés** *(Hylidae)*, arboricoles et terrestres, comprennent un nombre très élevé d'espèces répandues dans le monde entier, sauf en Afrique du Sud et tropicale, à Madagascar, et dans l'Indo-Malaisie.

Les quelque deux cents espèces du genre *Hyla* possèdent des doigts peu dilatés et pourvus à leur extrémité de grands disques adhésifs. La rainette verte *(Hyla arborea)* habite l'Eurasie, la basse Égypte, les îles de la Méditerranée, l'île de Madère et les îles Canaries. Pouvant atteindre 5,5 cm de long, elle est caractérisée par la présence entre l'aisselle et l'aine d'une bande foncée, continue ou coupée en taches séparées postérieurement, et plus ou moins en saillie selon les races. La rainette a la peau lisse sur le dos et finement granuleuse sur le ventre. Les mâles possèdent un sac vocal arrondi, plus gros que la tête quand il est gonflé ; lorsque ce sac est vide, sa peau est ridée. Le plus souvent posée sur les plantes, la rainette se rend dans l'eau entre mars et juin, pour la reproduction. La femelle pond, habituellement la nuit, jusqu'à mille œufs, en plusieurs masses, de la taille d'une noix.

La rainette se trouve dans les Alpes jusqu'à 2 200 m d'altitude. Elle hiverne vers la fin de novembre sous terre, sous la mousse, dans les cavernes et les grottes, sous les rochers, ou même au fond des étangs. On l'élève très bien en terrarium-aquarium.

A l'époque de la reproduction, le mâle d'*Hyla faber*, des forêts brésiliennes, abandonne les arbres où il vit et se rend dans les ruisseaux à cours lent, là où le fond ne dépasse pas 10 cm de profondeur ; il construit avec les pieds un bassin circulaire d'où il appelle par son chant les femelles ; celles-ci pondent ensuite dans ces vasques.

Hyla lichenata, de la Jamaïque, qui atteint 12 cm de long, ne s'éloigne jamais de la végétation. Les femelles pondent les œufs dans les réserves d'eau qui se forment à la base des Broméliacées pendant la saison des pluies.

Les quelques espèces des genres *Acris* et *Pseudacris*, d'Amérique du Nord, ressemblent plus aux grenouilles proprement dites qu'aux rainettes ; elles sont terrestres ; leur chant, typique, ressemble à celui du grillon.

Les plus hauts en couleurs sont les *Phyllomedusa*, d'Amérique tropicale, longs de 3 à 10 cm. Ces Anoures ne quittent jamais leur habitat végétal ; au moment de la reproduction, les femelles se rendent sur des branches surplombant des nappes d'eau, rapprochent deux feuilles

▼ ***En haut, la rainette verte*** **(Hyla arborea),** ***arboricole et terrestre, est l'un des plus gracieux Anoures. En bas,*** **Hyla regilla** ***est une rainette du continent américain.***



Papini



A. Margiocco



J. Lescure-Pitch



A. Margiocco

▲ *A gauche,* **Otophryne robusta,** *un représentant des Microhylidés. A droite,* **Leptopelis flavomaculatus** *appartient à la famille des Rhacophoridés, petits Anoures nocturnes qui vivent, de préférence, dans les forêts de bambous.*

pour former un étui, et y encapsulent leurs œufs dans une substance mucilagineuse sécrétée par la dernière portion de leur oviducte.

Chez *Gastrotheca,* des régions humides de l'est de l'Amérique du Sud, les mâles fécondent et font pénétrer dans le marsupium, ou poche incubatrice dorsale, des femelles de quinze à vingt œufs assez gros et riches en substances vitellines. Pourvus de deux branchies en forme de cloche, qui les enveloppent complètement en position normale, les embryons se développent dans l'œuf, d'où ils sortent semblables, ou presque, à leurs parents.

Les espèces du genre *Hemiphractus* sont propres à l'Amérique tropicale.

Elles sont caractérisées, outre le marsupium, par une importante ossification dermique, qui forme sur la tête une sorte de casque, avec six appendices (trois durs et trois mous), situés sur la pointe du museau, aux orbites et au centre de la tête.

Sous-ordre des Diplasiocœles

Les Diplasiocœles *(Diplasiocoela)* ont les sept premières vertèbres procœles, la huitième vertèbre amphicœle, la vertèbre sacrée reliée au coccyx par deux condyles, et la ceinture scapulaire firmisterne.

Les **Phrynomérідés** *(Phrynomeridae),* dont le seul genre, *Phrynomerus,* a pour aire de distribution l'Afrique centro-méridionale, sont caractérisés par la dilatation des apophyses transverses de la vertèbre sacrée, l'absence de précoracoïde, et la possession de phalanges intercalaires. *P. bifasciatus* habite les zones très humides de l'Afrique orientale, et se nourrit principalement de fourmis. Les adultes, longs de 5 à 6 cm, présentent sur le dos deux bandes latérales rougeâtres.

Les **Microhylidés** *(Microhylidae)* ont des vertèbres procœles ou diplasiocœles et les apophyses transverses de la vertèbre sacrée dilatées; l'os intercalaire des phalanges est absent.

Les *Dyscophus,* de Madagascar, des îles de la Sonde et du Sud-Est asiatique, ont des tubercules particulièrement accentués sur les paupières supérieures, au voisinage du cloaque et sur le dos. *D. antongili,* des forêts orientales de Madagascar, est rouge vif sur le dos, avec une bande noir-pourpre sur les côtés; le ventre est jaune avec de petites taches brunes.

Rhombophryne testudo, long de 5 cm, possède un tronc large et trapu rappelant la carapace d'une tortue; il habite Madagascar et l'île de Nossi-bé.



A. Margiocco

▶ *Un Rhacophoridé de Madagascar.*

Les *Asterophrys,* endémiques en Nouvelle-Guinée, d'une longueur maximale de 7 cm, ont l'aspect de Bufonidés. Les embryons se développent dans les œufs, et ne possèdent ni branchies ni opercule, ni bouche; ils respirent par la queue, qui est foliacée et très vascularisée.

Les *Microhyla* sont caractérisés par l'absence de dents vomériennes et maxillaires. Ils habitent toute l'Asie sud-orientale et une zone s'étendant du sud-est des États-Unis jusqu'au Rio de La Plata.

Les *Kaloula,* présents en Asie continentale, en Indonésie et dans les Philippines, ont des mœurs nocturnes et sortent lors de la saison des pluies. Les œufs, riches en substances grasses, flottent à la surface de l'eau.

Les *Breviceps,* trapus et pansus, vivent en Afrique, aussi bien dans les régions arides qu'humides, mais toujours loin de l'eau. Comme les *Uperedon* de l'Inde, ils peuvent se dilater monstrueusement en gonflant leurs poumons; malgré ce moyen d'intimidation, ces Animaux sont souvent la proie des Ophidiens. *Holophryne* et *Parholophryne,* de Tanzanie, pondent leurs œufs à l'aisselle et dans les entre-nœuds des bambous.

Les **Rhacophoridés** *(Rhacophoridae),* qui dériveraient des Ranidés, ont les apophyses de la vertèbre sacrée cylindriques, un cartilage intercalaire aux doigts et une ceinture scapulaire firmisterne. Plus de quinze genres sont répandus dans toute l'Afrique, à Madagascar, dans le Sud-Est asiatique, aux Indes orientales, aux Philippines et au Japon. Ils ont des mœurs arboricoles. Leurs doigts et leurs orteils sont plus ou moins palmés, et leurs extrémités possèdent de larges disques adhésifs. Nocturnes, les Rhacophoridés vivent de préférence dans les forêts de bambous; le jour, ils restent cachés dans les trous d'arbres, sous les feuillages, sous les rochers ou dans les interstices des murs de pierres. A l'époque de la reproduction, la femelle se place sur les feuilles et les branches situées au-dessus de l'eau, et émet une substance fluide qu'elle émulsionne immédiatement à l'aide des pattes postérieures; puis, elle y pond ses œufs. Au bout de six à dix jours, les larves éclosent, à divers stades de développement, et plongent dans l'eau pour y accomplir leur métamorphose.

Rhacophorus reinwardti (8 cm), des îles de la Sonde, a une livrée vert olivâtre ou lilas; il semble qu'il puisse planer d'un arbre à un autre grâce à des doigts largement palmés.

Les *Hyperolius,* qui comptent plus de cent espèces, sont confinés à l'Afrique au sud du Sahara. Longs de 2 à 3 cm, ils sont arboricoles, habitent jusqu'à 1 500 et 2 500 m d'altitude et se nourrissent d'Orthoptères.

Chez les *Chiromantis,* les couples s'associent pour préparer une masse écumeuse de grandes dimensions qui entoure les œufs.

Les **Ranidés** *(Ranidae),* connus depuis le Miocène, ont un sacrum à apophyses transverses non dilatées, parfois cylindriques. C'est dans cette famille que l'on trouve les plus gros Anoures vivants. Presque cosmopolites, ils sont particulièrement nombreux en Afrique.

La grenouille verte *(Rana esculenta)* habite la plus grande partie du continent européen et la Russie occidentale. Les adultes ont toujours des replis latéro-dorsaux et ne possèdent pas, ou à peine marquée, de tache temporale. Les mâles présentent des sacs vocaux externes, qui, durant le chant, sortent d'une fente horizontale située derrière la commissure buccale. La femelle mesure de 9 à 12 cm, le mâle habituellement 7,5 cm. La longueur totale des têtards est en moyenne de 4 à 5 cm (exceptionnellement 13 cm). Cette espèce vit



A. Margiocco

◀ *Deux* **Chiromantis xerampelina,** ***Rhacophoridés du Mozambique et de certaines autres régions d'Afrique orientale.***

▶ *La grenouille-bœuf* (Rana catesbeiana), *originaire d'Amérique du Nord, a été importée en divers endroits d'Italie centro-septentrionale.*

dans les biotopes les plus divers, aussi bien en terrain découvert qu'en forêt, et du niveau de la mer à 1 600 m d'altitude. La grenouille verte, agile, bruyante mais très peureuse, et de mœurs crépusculaires et nocturnes, est un grand chasseur d'Insectes, de Mollusques et de Vers. La reproduction a lieu d'avril à août. La femelle pond jusqu'à dix mille œufs, bruns sur le dessus, jaunâtres en dessous qui tombent au fond de l'eau. Les mâles atteignent la maturité sexuelle à la fin de la deuxième année, et les femelles entre 2 et 3 ans. En captivité, cette grenouille vit au maximum six ans, alors qu'elle atteint dix ans dans la nature. La grenouille rieuse *(Rana ridibunda)* habite l'Afrique du Nord, la Grande-Bretagne, l'Europe centrale et méridionale (sauf les îles et presque toute la péninsule italiennes), et l'Asie occidentale. On la rencontre du niveau de la mer à 1 000 m d'altitude. Elle diffère de la grenouille verte par l'aspect de ses sacs vocaux, non distendus et noirs, et par la face postérieure des cuisses qui n'est jamais marbrée de jaune. La femelle mesure 17 cm, alors que le mâle est toujours plus petit : la longueur maximale des têtards est d'environ 20 cm. Cette espèce vit parfois plus de 7 ans. La grenouille-bœuf *(Rana catesbeiana)*, originaire d'Amérique du Nord, à l'est des montagnes Rocheuses, a été introduite à Hawaï, à Cuba, dans le nord du Mexique, et même en Italie. Les adultes sont toujours dépourvus de replis latéro-dorsaux ; ils sont brun olivâtre sur le dos, avec des marbrures foncées plus ou moins marquées, et uniformément blancs ou olivâtre clair en dessous. Les femelles adultes atteignent 20 cm de long. La reproduction a lieu de février à août dans le sud des États-Unis, et de mai à juillet au nord. Les femelles pondent jusqu'à vingt mille œufs. L'espèce se nourrit d'Invertébrés et de petits Vertébrés. Aux États-Unis, elle est spécialement chassée pour sa chair. La grenouille de Lataste *(Rana latastei)* habite le Tessin et le nord de l'Italie. Elle fait partie des « grenouilles rousses », caractérisées par une tache temporale foncée très nette, l'absence de la couleur verte sur le dos, et la présence chez les mâles de sacs vocaux internes *(Rana temporaria, Rana arvalis)* ou l'absence de ceux-ci *(Rana dalmatina, Rana graeca, Rana latastei)*. *Rana latastei* vit dans les forêts humides et dans les prés, à proximité des cours d'eau, où elle se rend en mars pour la reproduction. *Rana graeca,* longue de 6 cm, habite la péninsule balkanique et l'Italie. Cette espèce fréquente les torrents, les mares limpides, mais parfois aussi les eaux troubles et de façon sporadique les grottes. Elle est répandue du niveau de la mer à 2 000 m d'altitude (dans le Montenegro). La reproduction a lieu en mars. Les œufs, au nombre de mille à trois mille cinq cents sont enfermés dans des masses flottant à la surface de l'eau. Les adultes sont la proie des Oiseaux aquatiques, des couleuvres *(Natrix)* et des grosses *Telphusae*. Parmi les grenouilles rousses circumméditerranéennes, *Rana iberica*, la plus montagnarde, habite de 1 500 m au-dessus du niveau de la mer jusqu'aux plus hautes altitudes du Portugal et du nord-ouest de l'Espagne.



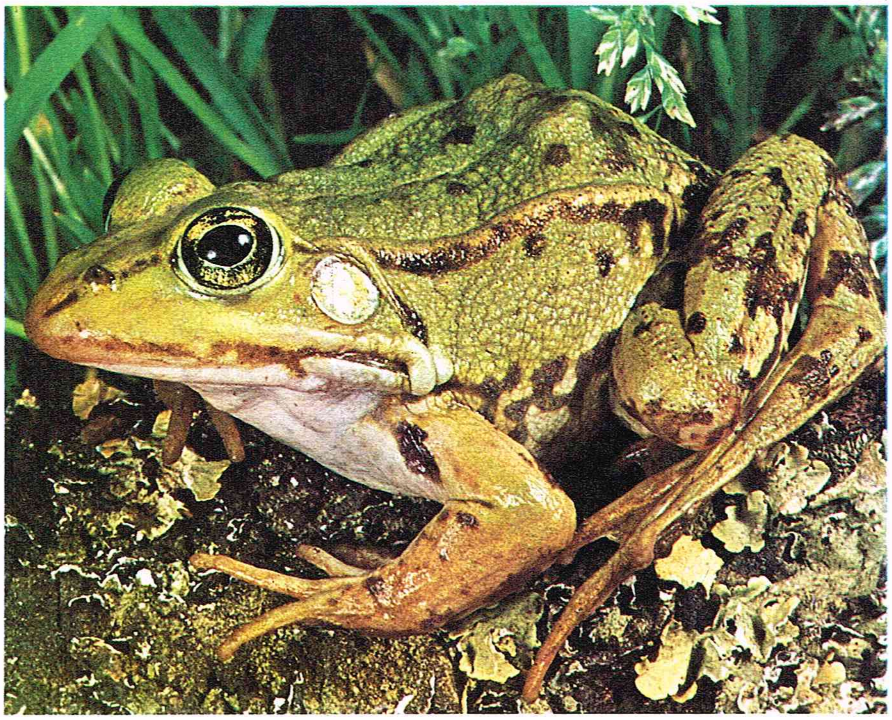
A. Margiocco



Papini

▶ *La grenouille de Lataste* (Rana latastei) *vit dans les forêts humides et les prés.*

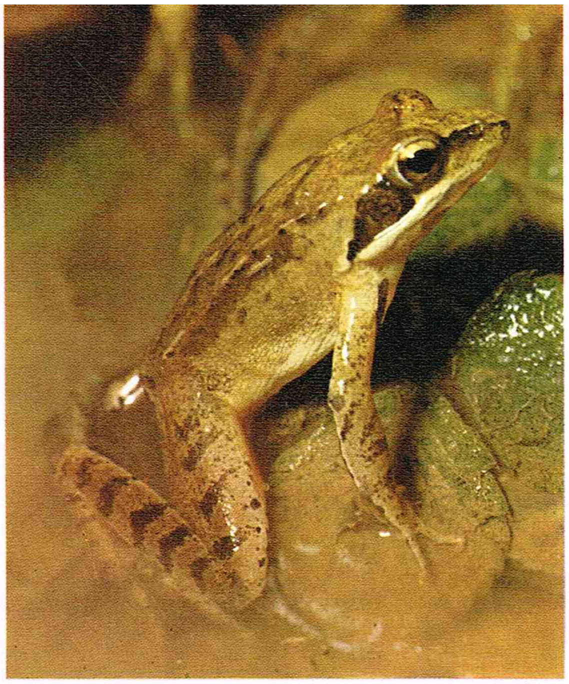
▼ *A gauche,* Rana esculenta, *la grenouille verte, bruyante mais peureuse, est un grand chasseur d'Insectes, de Mollusques et de Vers. A droite,* Rana graeca, *la grenouille grecque.*



J. Six



Papini



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ *A gauche, la grenouille agile* (Rana dalmatina) *est, comme son nom l'indique, la plus agile des grenouilles rousses. A droite,* Rana goliath *est le plus gros Anoure vivant; elle habite les forêts de l'Afrique occidentale.*

Elle fréquente les torrents et les sources limpides. C'est une espèce de petite taille, agile, active, et sauteuse. La grenouille agile *(Rana dalmatina)* est répandue de la Catalogne jusqu'à la Baltique, en Europe méridionale, en Asie Mineure, dans le Caucase et dans le nord-ouest de la Perse. Elle présente, le long de la mâchoire supérieure, une raie claire, qui va de la pointe du museau à la commissure buccale. Le mâle, dépourvu de sacs vocaux, mesure 6 cm de long, alors que la femelle peut atteindre 9 cm. Elle manifeste une prédilection pour les prairies fraîches, les champs (même secs) et les forêts, particulièrement de Conifères. On la trouve du niveau de la mer jusqu'à 1 600 m d'altitude. Après l'accouplement, très bref et précoce, elle abandonne le milieu aquatique et effectue à terre de longues pérégrinations nocturnes. Les femelles pondent jusqu'à mille quatre cents œufs. La grenouille rousse *(Rana temporaria)* vit dans toute l'Europe (sauf dans l'extrême-sud). Sa mâchoire supérieure est bordée d'une raie blanche sur toute sa longueur ou seulement en arrière. Elle atteint 7 à 10 cm de long. Elle fréquente les biotopes les plus divers, du niveau de la mer à 3 000 m d'altitude (Alpes). La reproduction a lieu de janvier à juillet. Les femelles pondent jusqu'à quatre mille œufs. La grenouille champêtre *(Rana arvalis)* habite l'Europe septentrionale et centro-orientale, ainsi que l'Asie occidentale. Les adultes ont, au gros orteil, un tubercule métatarsien très robuste et dur; le long de la mâchoire supérieure, une raie claire va du bout du museau à l'épaule. Cette espèce semble fréquenter particulièrement les plaines et les vallées marécageuses à sol argileux ou tourbeux, les jonchaies et les forêts qui bordent les rivières; on la rencontre exceptionnellement dans les prairies et les champs, mais jamais au-dessus de 700 m d'altitude. La reproduction a lieu en mars et avril; la femelle (7,8 cm de long) pond jusqu'à deux mille œufs. La grenouille-léopard *(Rana pipiens)*, d'une longueur maximale de 10 cm, habite les États-Unis, à l'exception de la côte pacifique, et s'étend au nord jusqu'à 60° de latitude, au sud jusqu'au Mexique. Elle présente deux replis glandulaires distincts sur les côtés du dos. La partie supérieure est brun grisâtre, avec de grandes taches arrondies noires, régulières et bordées de clair, et le ventre est blanchâtre. Cette espèce habite les zones très humides et se rend à l'eau, en avril et mai, pour se reproduire. C'est le plus agile des Anoures des États-Unis, qui peut effectuer des bonds de 10 m de long. Les hormones d'urine de femme enceinte, inoculées chez les mâles de cette espèce, provoquent l'émission de masses spermatiques en deux heures. *Rana tigrina,* qui atteint 15 cm, habite l'Inde, Ceylan, une partie de la Chine, et la péninsule et l'archipel malais, où elle cohabite avec *Rana macrodon*. Elle vit uniquement dans l'eau. *Rana goliath,* des forêts très humides d'Afrique occidentale, est le plus gros des Anoures. Cette grenouille atteint en effet 33 cm pour un poids de 6 kg. *Rana delalandi* et *Rana adspersa,* du Sud-Est africain, *Rana obbiana,* de Somalie, et *Rana breviceps,* d'Inde, ont plus ou moins l'aspect d'un Bufonidé; d'une longueur moyenne de 5 à 6 cm, elles peuvent vivre loin de l'eau, jusque dans des zones semi-désertiques. La reproduction a lieu pendant la saison des pluies; en période de sécheresse, les adultes s'enfoncent dans le sol où ils creusent des trous jusqu'à une profondeur de 50 cm.

La sous-famille des *Phrynobatrachininés* est caractérisée par une pupille horizontale et l'absence de dents vomériennes. Ses représentants vivent dans les sous-bois humides et les prairies du continent africain.

L'espèce la plus intéressante de la sous-famille des *Astylosterninés* est la grenouille velue *(Astylosternus robustus)*, du Cameroun, longue de 11 à 12 cm. Durant la période de reproduction, les mâles sont couverts, sur les côtés du tronc et à la partie postérieure des cuisses, d'innombrables pseudo-poils riches en glandes muqueuses et granuleuses, abondamment vascularisés et dotés d'un pouvoir respiratoire. Ils vivent dans les eaux des torrents, alors que les femelles s'abritent dans des galeries creusées dans le sol. Les têtards et les larves se fixent sur des objets immergés et résistent ainsi au courant.

On rencontre, en Afrique tropicale, les quelques espèces de la sous-famille des *Hémisinés,* caractérisées par une forme trapue, une taille maximale de 5 cm, une livrée terne, et un museau pointu. Nocturnes, elles vivent dans les zones arides. L'accouplement a lieu avant la saison des pluies, puis les femelles pondent dans de petits trous creusés dans le sol.

Les *Cornuférininés* sont répandus en Chine méridionale, en Inde, aux Philippines, aux îles Fidji, en Indo-Malaisie, en Nouvelle-Guinée, dans le nord de l'Australie, et dans une partie de l'Afrique. Les œufs pondus dans le sol sont peu nombreux. Les larves se développent entièrement dans l'œuf, sans passer par un stade aquatique.

En Chine, en Birmanie, dans le Siam, dans la péninsule malaise, l'Indonésie et les Philippines, habitent les **Stauroïdés** qui diffèrent des grenouilles proprement dites par des doigts dilatés à l'extrémité. Ils présentent de petites glandes venimeuses sur le dos et le ventre.

▼ *Deux exemplaires de* Rana adspersa, *ou* Pyxicephalus adspersus, *originaire du Sud-Est africain; ces grenouilles peuvent vivre loin de l'eau, jusque dans des zones semi-désertiques.*

A. Margiocco





A. Margiocco



A. Margiocco

▶▼ *Pages 260 et 261, de haut en bas et de gauche à droite, stades de la métamorphose du triton à crête* (Triturus cristatus) *; on voit, en bas et à droite (p. 261), une femelle et un mâle, la première au-dessus du second.*

Sous-classe des Lépospondyles

Le terme Lépospondyle signifie « à vertèbres munies d'une enveloppe ». L'arc neural et le centre vertébral, soudés l'un à l'autre, possèdent un revêtement osseux continu. Apparus au début du Carbonifère, ces Amphibiens étroitement inféodés au milieu aquatique et de dimensions modestes atteignirent leur apogée vers la fin de cette ère et au Permien, puis déclinèrent rapidement. La sous-classe est divisée en cinq ordres dont seuls les Urodèles et Apodes ont survécu jusqu'à nos jours.

Ordre des Urodèles, ou Caudates

A la différence des Anoures, les Urodèles *(Urodela)*, ou Caudates, Amphibiens dont le nom signifie « possédant une queue », ont la tête unie au corps, normalement par un cou.

Le *corps* est plus ou moins élancé, pourvu, dans la plupart des cas, de quatre membres à peu près de même taille, les antérieurs à quatre doigts et les postérieurs à cinq, et d'une queue presque toujours très développée. La taille varie de 4 cm à 1,50 m de long.

La *tête,* généralement petite par rapport au corps, est large et plus ou moins déprimée, avec le museau arrondi. Les narines s'ouvrent près de l'extrémité du museau. Les yeux sont de taille moyenne ou assez développés (géotritons), ou réduits et même cachés par la peau (protée). Le cou, normalement différencié, a chez les Amphiumidés d'Amérique le même diamètre que le tronc. Celui-ci est large, nettement déprimé (Cryptobranchidés), ou très élancé et presque cylindrique (Amphiumidés, Sirénidés).

Les *pattes,* peu développées et robustes, sont très courtes et disproportionnées (amphiumes, protées), les postérieures pouvant être totalement absentes (Sirénidés). Le nombre des doigts, libres ou réunis par des membranes, peut être réduit. La *queue,* fréquemment plus longue que la tête et le tronc réunis, est parfois courte, cylindrico-conique, avec la pointe obtuse ou comprimée latéralement chez les espèces aquatiques. Dans certains cas, elle est quelque peu préhensile.

La *peau,* fermement soudée aux tissus sous-jacents, est très hygroscopique et possède des glandes muqueuses et granuleuses, isolées ou réunies en groupes, qui constituent des verrues et des proéminences diverses sécrétant des substances plus ou moins toxiques. Elle est riche en chromatophores, renferme diverses terminaisons nerveuses, et collabore aux échanges respiratoires, surtout chez les espèces dépourvues de branchies et de poumons.



A. Margiocco



A. Margiocco

Le *squelette,* osseux et cartilagineux, est, dans l'ensemble, peu différent de celui des Anoures. La colonne vertébrale comprend jusqu'à cent vertèbres, l'atlas s'articulant avec les deux condyles crâniens; les vertèbres du tronc portent de courtes côtes, toujours indépendantes du sternum; la zone sacrée comporte une seule vertèbre en contact avec la ceinture pelvienne; la région caudale est composée par un nombre variable d'éléments, dont les premiers portent de courtes côtes. Chez les pleurodèles et les typhlotritons, la pointe des côtes fait saillie sous la peau, alors que, chez les Sirénidés et les amphiumes, ces dernières existent en nombre limité et seulement sur les premières vertèbres thoraciques. La ceinture scapulaire comprend des coracoïdes, des précoracoïdes, des omoplates, des supra-omoplates et un sternum, tous variables selon les familles. Seules les omoplates sont ossifiées. La ceinture pelvienne possède un prépubis cartilagineux qui joue un rôle dans la dilatation des poumons. Chez les Sirénidés, cette ceinture est totalement absente. Les pattes antérieures sont toujours dépourvues du doigt externe, et les doigts des pattes postérieures peuvent être réduits en nombre (amphiumes) et en importance.

Les *muscles* du tronc et de la queue, très développés, sont, chez certains Urodèles adultes et chez les larves, divisés en myomères semblables à ceux des Poissons et des larves des Anoures.

L'*appareil digestif* est très proche de celui des Anoures. On observe une diversité plus ou moins marquée de la bouche, plus petite, et de la langue, arrondie, ovalaire ou lancéolée. Les dents, minuscules et situées sur le bord interne des os, sont implantées sur la mâchoire, sur la mandibule (sauf chez les Sirénidés) et, selon les familles, également sur les vomers, les palatins, les ptérygoïdes et le parasphénoïde.

Le *système circulatoire* ressemble également beaucoup à celui des Anoures. Cependant, chez les Urodèles, le cœur est plus primitif : les deux oreillettes n'étant pas entièrement séparées, le sang artériel se mêle plus au sang veineux.

L'*appareil respiratoire* des adultes est différent de celui des larves, comme chez les Anoures en général. Chez les adultes, les poumons sont développés, rudimentaires ou absents. Dans ce dernier cas, les échanges gazeux s'effectuent à travers la peau, plus particulièrement à travers la muqueuse buccale et pharyngienne. Certains individus adultes (néoténiques) conservent des branchies. Les branchies des larves sont toujours externes jusqu'à leur sortie de l'eau, contrairement à ce qui a lieu chez les Anoures. Le larynx est très rudimentaire ou absent : les Urodèles, en général, n'émettent pas de sons.

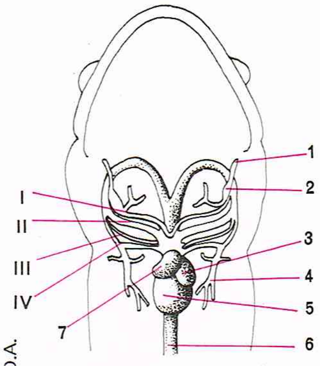
L'*appareil uro-génital* est semblable à celui des Anoures. Le dimorphisme sexuel est également peu marqué : chez les mâles, on observe un plus grand développement des dents maxillaires et prémaxillaires (desmognathes) ou un gonflement du museau, pourvu dans la région naso-labiale de deux tentacules latéraux, ou encore une plus grande robustesse des membres antérieurs (pleurodèles); enfin, dans certains cas (tritons), les doigts des membres postérieurs sont palmés et une belle crête apparaît sur le dos et la queue.

La fécondation des œufs est externe (Cryptobranches) ou, plus fréquemment, interne. Les mâles émettent par le cloaque des groupes de spermatozoïdes enrobés dans des capsules gélatineuses (spermatophores). Les femelles les recueillent avec les lèvres du cloaque, conservent les éléments mâles dans leur spermathèque, et rejettent les capsules gélatineuses. Les œufs des Urodèles, comme ceux des Anoures, sont de deux types selon la quantité de vitellus qu'ils contiennent. Exceptionnellement, les petits peuvent naître à l'état larvaire ou complètement formés. En ce dernier cas, la mise bas a lieu sur le sol. Normalement, les œufs sont pondus à terre ou dans l'eau, isolément, ou en groupes de diverses tailles, ou englobés dans une substance mucilagineuse. Les adultes ne s'occupent pas des œufs, sauf chez certaines espèces qui les surveillent ou les portent jusqu'à leur développement complet.

A peine sorties de l'œuf, les larves ont la tête assez différenciée du tronc, des ébauches de branchies externes, des balanciers (organes en bâtonnets légèrement dilatés à l'extrémité, situés derrière et sous les yeux, destinés à la fixation de la larve aux supports) et une queue. En quelques jours, les pattes antérieures apparaissent, les balanciers se résorbent, les branchies croissent et se ramifient, les membranes caudales et la membrane dorsale augmentent, et la tête commence à prendre la forme de celle de l'adulte. Ensuite les pattes postérieures apparaissent, les membranes dorsales et caudales disparaissent, les branchies sont à leur tour résorbées, et enfin les jeunes abandonnent l'eau.

Le *système nerveux central* ressemble à celui des Anoures; toutefois, les lobes olfactifs sont séparés et la moelle épinière se prolonge jusqu'à l'extrémité de la queue.

Les *organes des sens* sont moins développés que ceux des Anoures. Les yeux, dont la pupille est arrondie ou à peu près triangulaire, sont normalement pourvus d'une paupière supérieure, d'une paupière inférieure, et d'une membrane nictitante. L'organe de l'audition ne possède ni oreille moyenne, ni tympan, ni trompe d'Eustache. Les cellules sensorielles olfactives sont situées dans le



I.G.D.A.

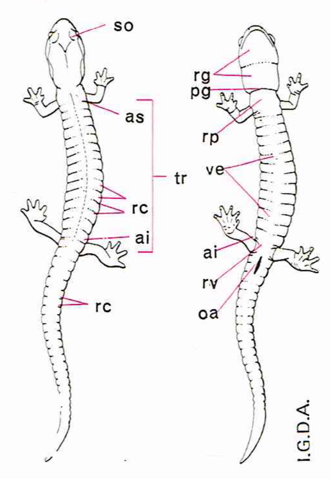
▲ ***Schéma de la partie centrale du système circulatoire d'une salamandre : 1, carotide; 2, glande carotidienne; 3, oreillette gauche; 4, artère pulmonaire; 5, ventricule; 6, aorte; 7, oreillette droite; I à IV, arcs aortiques.***



A. Margiocco



A. Margiocco



▲ *Principaux caractères des Salamandroïdes; à gauche : so, région supra-oculaire; as, aisselle; rc, replis costaux; ai, aine; tr, tronc; à droite : rg, région de la gorge; pg, repli de la gorge; rp, région pectorale; ve, ventre; ai, aine; rv, région pelvienne; oa, orifice anal.*

conduit qui met en communication la narine externe avec la narine interne s'ouvrant devant la voûte buccale. L'odorat est supérieur chez les espèces aquatiques. Le goût, très peu développé, est exercé par des papilles sensitives du palais, de la langue et des mâchoires. Les organes de la ligne latérale sont très développés, aussi bien chez les larves que chez les adultes.

Les Urodèles sont, parmi les Amphibiens, les plus inféodés à l'eau ou aux milieux très humides; ils peuvent mener une vie active même quand la température est relativement basse (+ 14 °C). Nocturnes, ils vivent dans les sous-bois riches en végétation, les prairies marécageuses, les vallées ombreuses, les étangs, et dans les eaux tranquilles ou à cours lent. Comme les Anoures, les Urodèles sont très voraces, se nourrissant d'Arthropodes, de Mollusques, de Vers et, plus rarement, d'Amphibiens adultes ou larvaires; ils peuvent aussi être cannibales (tritons). Les différentes parties de leur corps peuvent se régénérer, même à l'âge adulte. Les Urodèles vivent jusqu'à 55 ans en captivité (Cryptobranchidés). Ils sont souvent utiles, soit parce qu'ils détruisent de nombreux Animaux nuisibles pour les cultures, soit parce qu'ils sont comestibles (Cryptobranchidés). Leur aire de distribution comprend le nord-ouest de l'Afrique, certaines régions d'Amérique du Sud, et tout l'hémisphère boréal. La plupart des espèces habitent l'Amérique du Nord et l'Asie centro-septentrionale.

Sous-ordre des Cryptobranches

Les Cryptobranches *(Cryptobranchoidea)* sont considérés comme les Urodèles les plus archaïques. Ce sont les plus grands Caudates. La fécondation est externe; les femelles pondent leurs œufs dans de petits sacs ou en deux longs cordons gélatineux qui s'attachent aux plantes aquatiques.

Les **Hynobiidés** *(Hynobiidae),* famille la plus primitive des Urodèles, présentent un ensemble de caractères qui les rapprochent des Amphibiens des ères géologiques révolues : ils sont de taille modeste, et ont une forme de salamandre; ils se rendent à l'eau seulement pour la reproduction.

Hynobius habite l'Asie du Nord, pénétrant même en Europe orientale de même qu'*Hynobius keyserlingii. Batrachuperus* vit dans le Sétchouan et une partie du Tibet, *Ranodon* au Turkestan chinois, *Onichodactylus* de la Corée au Japon.

Les **Cryptobranchidés** *(Cryptobranchidae)* dérivent probablement des Hynobiidés. Ils comptent des formes du Miocène et du Pliocène, dont le fossile le mieux connu est *Andrias scheuchzeri,* que Scheuchzer prit pour un homme fossile, et qui fut identifié par Cuvier. Sans branchies, les yeux dépourvus de paupières, ils vivent en permanence dans les eaux des rivières, restant plusieurs jours complètement immobiles. La femelle pond, en août et en septembre, dans les endroits les plus abrités des torrents, jusqu'à cinq cents œufs, englobés dans des capsules gélatineuses. Pendant la ponte, l'un des deux sexes agite l'eau par de légers mouvements de la queue, afin de faciliter la respiration des embryons.

La famille comprend deux genres : *Cryptobranchus,* de l'est des États-Unis, et *Megalobatrachus,* de Chine et du Japon. Les espèces *Cryptobranchus alleganiensis* et *C. bishopi,* longues de 30 à 45 cm, nocturnes, se tiennent, presque toujours immergées, sur la vase des grands fleuves américains. En aquarium, elles vivent jusqu'à 36 ans. La « salamandre du père David » *(M. davidianus),* confinée aux montagnes de Chine et du Tibet, et dont parlait déjà le *Shanghai-shing* (« Description de la mer et des montagnes », d'un anonyme chinois du VI[e] siècle av. J.-C.), a été dédiée par Blanchard au célèbre missionnaire qui en captura un exemplaire en 1869; cet Animal atteint plus de 1 m et pèse environ 30 kg. La salamandre géante du Japon *(M. japonicus)* vit dans les torrents de l'île de Hondo, à des altitudes de 200 à 1 000 m. Elle mesure 1,50 m et pèse de 40 à 45 kg, sa longévité est de plus de 55 ans.

Sous-ordre des Méantes

Les Méantes comprennent les **Sirénidés** *(Sirenidae),* unique famille du groupe. Ils ont un corps anguilliforme, possèdent seulement des pattes antérieures très petites, pourvues de trois ou quatre doigts, et de minuscules yeux sans paupières. Des touffes de branchies verdâtres font saillie des deux côtés de la tête, même chez les adultes. Ceux-ci ont une livrée gris brunâtre, avec des taches ou des raies jaunâtres sur le dos, et bleuâtre ou gris-vert, avec de petites taches jaunes sur le ventre. Longue de 20 à 90 cm, la femelle pond plus de cinq cents œufs. *Siren lacertina,* des zones côtières atlantiques, se nourrit de Vers, de Mollusques et de matières végétales. En captivité, elle vit jusqu'à 25 ans.

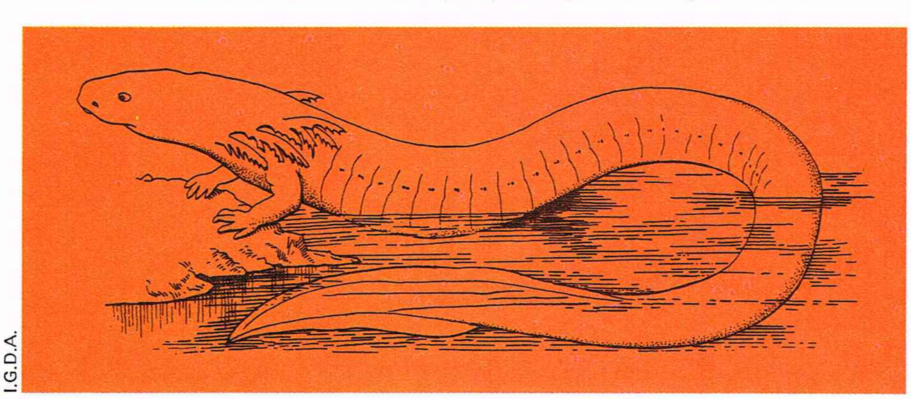
Sous-ordre des Protéidés

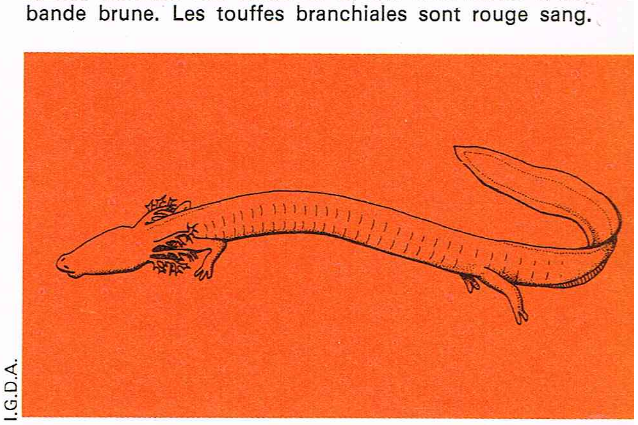
Les **Protéidés** *(Proteidae),* unique famille du sous-ordre, nettement aquatiques, ont un tronc long ou très long et une queue de taille moyenne. Les pattes, petites et graciles, portent quatre doigts, ou trois doigts aux membres antérieurs et deux aux postérieurs. Bien que possédant des poumons, ils conservent toute leur vie des touffes de branchies. Les yeux sont dépourvus de paupières, et leurs dents, minuscules, sont palatines et ptérygoïdiennes.

Le protée *(Proteus anguinus),* uniformément blanc jaunâtre, habite les régions côtières de la Yougoslavie, l'Istrie, et la Vénétie. Il atteint au maximum 30 cm, et vit uniquement dans les eaux souterraines. Il se nourrit d'animalcules aquatiques, de microorganismes et de matières organiques contenues dans le limon qu'il ingère souvent. Dans la nature, il est probablement ovipare, mais en captivité, il devient ovovivipare. Les œufs, au nombre de douze à cinquante-six par ponte, sont attachés par groupes en dessous des pierres immergées. Le mâle les surveille, empêchant les autres protées de s'en approcher. Le protée perçoit la lumière par la peau, qui possède seulement des glandes muqueuses à sécrétion abondante, mais totalement inoffensive.

La silhouette de *Necturus* rappelle beaucoup celle des larves d'Urodèles. La tête est convexe derrière les yeux et fortement aplatie en avant de ceux-ci, et le museau est cunéiforme. Le tronc, long, déprimé, est parcouru par un sillon vertébral distinct, avec quinze paires de sillons costaux. La queue est fortement comprimée et carénée au-dessus et en dessous. *Necturus maculosus* est de couleur rouille, avec des taches arrondies bleu noirâtre sur le dos et les flancs. Le bord de la queue est rouge orangé, la partie inférieure claire avec de petites taches foncées. Les côtés de la tête sont barrés d'une bande brune. Les touffes branchiales sont rouge sang.

▼ *A gauche,* **Siren lacertina,** *de la famille des Sirénidés, est un Urodèle dulçaquicole. A droite, le protée* **(Proteus anguinus),** *Urodèle caractéristique des eaux de certaines grottes de Dalmatie, d'Istrie et de Carniole.*







A. Margiocco



A. Margiocco

Sous-ordre des Ambystomoïdés

Les **Ambystomidés** *(Ambystomidae)*, seule famille de ce sous-ordre, sont terrestres, sauf à l'époque de la reproduction et au stade larvaire. Ils sont pourvus de pattes courtes et massives, dotées de quatre doigts aux antérieures, et cinq aux postérieures. Les yeux sont bien développés et pourvus de paupières. La langue est large, charnue, et libre seulement sur les côtés. Les os vomériens sont pourvus de dents.

Le genre *Ambystoma*, distribué du cercle arctique au Mexique, nommé vulgairement axolotl (mot aztèque), était déjà connu des conquérants espagnols depuis 1532. *Ambystoma tigrinum* est brun foncé sur le dos et jaune olivâtre sur les flancs et le ventre. A la fin de l'hiver ou au début du printemps, à l'accouplement, la femelle recueille le spermatophore et pond une ou plusieurs masses de substance mucilagineuse, contenant chacune de cinquante à cent œufs. Trente jours plus tard, les larves, longues de 1,2 cm, commencent la vie active. Leur queue est pourvue dès l'origine d'une membrane natatoire, et elles sont nanties simultanément des quatre membres; au bout de soixante-quinze à cent jours elles ont achevé la métamorphose et mesurent 12 cm de long. Dans des conditions déterminées de milieu, les larves peuvent atteindre la taille des adultes, et la maturité sexuelle. Ces individus néoténiques, les plus nombreux, vivent dans l'eau jusqu'à 25 ans, alors que les spécimens normaux meurent vers 11 ans.

Dicampton ensatus, qui vit sur les côtes de l'océan Pacifique, de la Colombie Britannique méridionale à la Californie centrale, long de 30 cm, diffère des *Ambystoma* par l'extrême réduction des poumons et par de gros yeux saillants.

Sous-ordre des Salamandroïdés

Ce sous-ordre est le plus vaste et le plus complexe des Urodèles. Les Salamandroïdés *(Salamandroidea)* possèdent des dents à la voûte palatine. Les adultes n'ont pas de branchies et parfois pas de poumons. La fécondation est semi-interne.

Les **Salamandridés** *(Salamandridae)*, famille connue pour ses espèces fossiles de l'Oligocène et du Miocène, sont répandus en Europe, en Asie, en Afrique nord-occidentale, en Amérique du Nord. Leurs représentants sont caractérisés par un corps peu allongé et lacertiforme. Les pattes antérieures possèdent toujours quatre doigts et les postérieures quatre ou cinq. La queue est arrondie ou déprimée latéralement. La petite salamandre *(Salamandrina terdigitata)*, endémique en Italie (dans l'Apennin), mesure au maximum 10,7 cm. *Chioglossa lusitanica*, confiné au Portugal et au nord-ouest de l'Espagne, est extrêmement rare et protégé. D'une longueur



A. Margiocco



A. Margiocco

◀▲ A gauche, forme néoténique albinos d'un axolotl du Mexique (Ambystomidés). A droite (de haut en bas), stades de la métamorphose de la petite salamandre **(Salamandrina terdigitata)** ***: au milieu, larve, quelques instants avant de sortir de l'œuf ; en bas, quelques adultes et groupes d'œufs.***



A. Margiocco

▲ ***Stade larvaire d'un Salamandridé, la salamandre tachetée* (Salamandra salamandra).**

▼ ***Spécimen adulte de l'espèce* Salamandra salamandra *; celle-ci habite presque toute l'Europe et vit aussi bien en captivité que dans la nature.***



E. Hosking

de 15 cm, dont les deux tiers sont constitués par la queue, il a la faculté de s'amputer volontairement quand on le saisit. Le genre *Salamandra* possède cinq doigts aux pattes postérieures. La salamandre noire *(Salamandra atra)* habite les forêts et les prairies de montagne des Alpes, de 600 à 3 000 m d'altitude. Elle est uniformément noire et mesure 15 cm. L'accouplement a lieu en été et, dix mois à trois ans après la fécondation, la femelle met bas de deux à quatre petits, de 3 à 4 cm, complètement semblables aux adultes. La maturité sexuelle est atteinte vers 3 ou 4 ans. En captivité, cette salamandre vit en moyenne jusqu'à 12 ans. La salamandre tachetée *(Salamandra salamandra)* habite presque toute l'Europe, débordant largement à l'est et au sud. L'accouplement a lieu au printemps et en été, parfois en automne; plus ou moins longtemps après, la femelle met bas, en eau peu profonde, jusqu'à soixante-dix larves bien développées, d'environ 3 cm de long. L'Animal (32 cm de long) vit jusqu'à 25 ans, aussi bien dans la nature qu'en captivité.

Pleurodeles waltl, confiné dans la partie méridionale de la péninsule Ibérique et au Maroc, a une queue très comprimée à la racine, plus longue que la tête et le tronc réunis et pourvue sur les deux faces d'une courte membrane. Le dos est jaune ocre avec des taches arrondies de couleur brune, et la partie inférieure légèrement plus claire avec de petites taches brun noirâtre. Pouvant atteindre 23 cm, cette espèce nocturne vit presque uniquement dans l'eau. En captivité, elle vit jusqu'à 20 ans.

Euproctus platycephalus habite uniquement la Sardaigne, jusqu'à 1 800 m d'altitude. Ses glandes parotoïdes sont indistinctes. La moitié distale de la queue est pourvue, au moins durant la période de reproduction, de crêtes dorsale et ventrale. Le mâle possède la même protubérance conique cloacale que la femelle, mais diffère de cette dernière par la présence d'un éperon distal externe ressemblant à un sixième doigt, situé sur les pattes postérieures. *Euproctus montanus,* endémique en Corse, vit jusqu'à 2 260 m d'altitude. Les glandes parotoïdes sont très nettes. La protubérance cloacale conique est propre au mâle, qui se distingue en outre de la femelle par une proéminence à bord convexe du côté externe des membres postérieurs. *Euproctus asper* (Pyrénées) habite les ruisseaux, entre 700 et 3 000 m d'altitude. Tout le corps est recouvert d'une peau rugueuse et granuleuse, et la gorge présente des replis. Le mâle a une protubérance cloacale conique, alors que celle des femelles est cylindrique. Lucifuge, cet euprocte sort seulement le soir, à la recherche de petits Urodèles, de Vers et d'autres Invertébrés. La reproduction a toujours lieu dans l'eau, l'hibernation et l'estivation s'effectuant normalement à terre. Les œufs sont pondus isolément et s'attachent à la partie inférieure des pierres immergées. En captivité, l'espèce vit jusqu'à 7 ans.

Chez le genre *Triturus,* les mâles adultes possèdent une crête, particulièrement développée à la période des amours, le long de la ligne vertébrale du tronc. A l'époque de la reproduction, les couleurs et les taches deviennent plus vives dans les deux sexes. Après une danse nuptiale plus ou moins compliquée, le mâle dépose un ou plusieurs spermatophores gélatineux, que la femelle recueille dans son cloaque. Elle pond de cent à quatre cents œufs, attachés un à un aux plantes submergées. Les larves, aquatiques et pourvues de branchies externes, réalisent leur métamorphose en deux à quatre mois. Exceptionnellement, se développent des individus néoténiques matures, qui conservent leurs branchies et d'autres caractères larvaires. En aquarium, les tritons vivent jusqu'à 30 ans. *Triturus italicus,* long de 8 cm, endémique en Italie, a probablement des mœurs semblables à celles du triton vulgaire *(Triturus vulgaris),* espèce largement distribuée de la France à l'Oural. Durant les amours, le mâle de *T. vulgaris* développe une crête médio-dorsale et des membranes lobées sur les doigts des pattes postérieures; la queue se prolonge graduellement en un filament apical. Le triton à crête *(Triturus cristatus)* habite l'Europe centrale et septentrionale, débordant jusqu'au Caucase et en Asie Mineure. On l'observe jusqu'à 1 850 m d'altitude. Cette espèce a le ventre abondamment tacheté de rouge et de noir. Le mâle adulte, lors de la période des amours, a une crête dorsale dentelée sur le tronc et une bande nacrée sur les côtés

de la queue. La femelle peut atteindre 18 cm de long, alors que le mâle n'en mesure que 15. La reproduction a lieu habituellement en hiver et au printemps, mais peut se trouver retardée jusqu'en été dans les stations de haute altitude. *Triturus alpestris* habite l'Europe centrale et méridionale. Le mâle atteint une longueur de 8 cm, la femelle 11 cm. Le ventre, à de très rares exceptions près, est dépourvu de taches foncées, tout au moins dans la zone médiane, et le mâle possède, à l'époque des amours, une crête médio-dorsale jaune et noir non dentelée; ses flancs présentent une bande argentée, pointillée de noir et bordée, en dessous, d'une bande bleue. On rencontre cette espèce du niveau de la mer à 3 000 m d'altitude. *Triturus boscai,* de la péninsule Ibérique, a la gorge marquée par un sillon longitudinal foncé; le mâle ne possède pas de crête dorsale pendant les amours. *Triturus marmoratus,* ou triton marbré, habite le sud-ouest de l'Europe et mesure jusqu'à 16 cm. Il a le ventre foncé, bleuâtre ou grisâtre ponctué de clair, le dos tacheté de vert clair, les flancs et les doigts vert et noir. La crête dorsale des mâles est striée de bandes verticales jaunes. *Triturus helveticus* possède sur la tête diverses stries longitudinales foncées, dont l'une traverse l'œil. La gorge est claire et sans taches, et le dos bordé de petits cercles étroits et saillants. Pendant l'accouplement, la crête des mâles est très réduite. La queue, tronquée, se termine par un filament. Les orteils sont palmés. Cette espèce, plus inféodée à l'eau que *T. vulgaris,* se rencontre du niveau de la mer à 2 000 m d'altitude (Pyrénées). *Triturus montandoni* est confiné aux Carpathes et aux monts Tatras. Il est très proche de *T. helveticus.*

Les **Amphiumidés** *(Amphiumidae)* vivent dans les eaux douces du sud-est des États-Unis. Le corps, allongé, anguilliforme, mesure près d'1 m. Les pattes, rudimentaires et minuscules, possèdent deux ou trois doigts. Les yeux sont minuscules et dépourvus de paupières. Les branchies existent seulement chez les larves. Ils sont nocturnes, se nourrissent essentiellement de Mollusques. En été et en automne, la femelle creuse un trou dans la vase, et y pond de cinquante à cent cinquante œufs, réunis par un long cordon gélatineux. Il semble qu'elle n'abandonne pas sa ponte durant les cinq mois de l'incubation. En captivité, ces Animaux vivent près de 27 ans.

Amphiuma means, long de 90 cm, possède seulement deux doigts. La partie supérieure de la tête est brun foncé; le dos et la queue sont gris-brun; les flancs et le ventre gris clair. Il habite de la Virginie à la Floride. *Amphiuma tridactylum* mesure jusqu'à 1,15 m. Il possède trois doigts. On le rencontre dans le sud-est des États-Unis.

Les **Pléthodontidés** *(Plethodontidae),* qui mesurent de 4 à 20 cm de long, sont dépourvus de poumons; les adultes ne possèdent qu'exceptionnellement des branchies. La langue est libre au bord ou attachée seulement à sa partie postérieure. Ils ont des dents maxillaires, mandibulaires, palatines et vomériennes. Cette famille se distingue par la présence d'un sillon naso-labial net et fin. La queue est arrondie transversalement; les pieds ont cinq doigts, largement arrondis ou tronqués à l'extrémité, avec une membrane interdigitale à la base.

Les espèces européennes du genre *Hydromanthes* sont uniquement terrestres et nettement lucifuges. On les trouve en surface, seulement aux époques fraîches et humides, souvent cachées sous des abris, et en permanence dans les grottes. Leur nourriture est constituée de larves d'Insectes, de Crustacés, de Mollusques, d'Arachnides, sur lesquels ils projettent leur langue comme le font les caméléons. On a pu observer, chez *Hydromanthes genei* élevé en terrarium, des manœuvres nuptiales, pendant lesquelles les mâles montent sur le dos des femelles, ainsi que le dépôt des spermatophores. *Hydromanthes genei,* long de 13,5 cm, est endémique en Sardaigne, où il habite jusqu'à 1 200 m d'altitude. Son ventre est peu ou totalement dépigmenté. *Hydromanthes italicus* est localisé dans les Alpes de Haute-Provence, les Alpes-Maritimes, et l'Apennin septentrional et central jusqu'à 1 500 m. Atteignant 12 cm de long, il a le ventre plus ou moins pigmenté de couleurs foncées. *H. platycephalus,* petite espèce de 10 cm, habite les zones pierreuses des montagnes de la Californie centro-occidentale, jusqu'à 3 200 m d'altitude. Elle est caractérisée par un ventre clair et de petites taches foncées sous la gorge.

Les espèces du genre *Desmognathus* ont la langue rattachée en avant au plancher buccal. Elles sont nombreuses aux États-Unis et au sud du Canada. *D. fuscus,* de l'est des États-Unis, mesure jusqu'à 12 cm; la queue, épaisse à la racine, s'amincit peu à peu, et présente, vers l'extrémité, une section triangulaire. La gorge et la partie inférieure sont de couleur chair. Au printemps, les mâles stimulent les femelles en les touchant avec les glandes du museau, tout en émettant des spermatophores. De juin à août, les femelles pondent de douze à trente œufs attachés les uns aux autres. Les mères les portent autour de leur corps et ne les abandonnent jamais. Dès que les larves sont nées, elles se rendent à l'eau et se nourrissent de plancton. La métamorphose achevée, elles abandonnent l'élément aquatique.

Le genre *Plethodon* compte trente espèces, qui vivent aux États-Unis; elles ne se rendent pas à l'eau, même pour la reproduction.



A. Margiocco



A. Margiocco

◀ ***A gauche, mâle (en haut) et femelle de triton alpestre*** **(Triturus alpestris)*****; l'espèce habite l'Europe centrale et méridionale. A droite,*** **Batrachoseps attenuatus,** ***espèce de Californie.***

Les *Batrachoseps*, des États-Unis, ont un tronc très allongé et presque cylindrique ; la queue, plus effilée, cylindrique sur presque toute sa longueur, se termine brusquement en pointe.

Typhlomolge rathbuni vit en permanence dans l'eau, dans les cavernes du Texas. Uniformément blanchâtre, il possède des branchies rouges, qu'il ne perd jamais.

Typhlotriton spelaeus peut être observé sur les parois des grottes du haut-plateau calcaire d'Ozark (au Missouri), d'Oklahoma, de Kansas et d'Arkansas. Aveugle, blanc au point d'être presque transparent, il atteint 14 cm. Les quatre doigts des mains sont indépendants, et les cinq orteils reliés basalement les uns aux autres par une membrane. Il a des yeux minuscules, à peine visibles sous les paupières soudées l'une à l'autre.

Ordre des Apodes, ou Gymnophiones

On ne connaît pas de formes fossiles d'Apodes.

Le *corps*, assez semblable chez les divers genres, est à peu près cylindrique, légèrement affiné à l'extrémité, complètement dépourvu de membres et divisé en segments par des plis annulaires.

La *tête* est petite, à peu près conique, un peu aplatie ; le museau très en saillie porte à l'extrémité de minuscules narines. Les yeux, minuscules, sont souvent couverts par la peau ou même par les os. Entre les narines et les yeux se trouvent deux organes riches en terminaisons nerveuses. L'appareil auditif ne présente pas de traces externes. La bouche est assez grande, la queue si brève que le cloaque peut être considéré comme terminal *(Geotrypetes seraphini)* ; parfois, elle est un peu plus développée *(Ichthyophis glutinosus)* et, au lieu d'être en dôme, large et basse *(Caecilia tentaculata)*, elle est légèrement comprimée latéralement *(Typhlonectes compressicauda)*.

La *peau*, riche en glandes muqueuses et granuleuses, adhère fortement aux tissus sous-jacents. Les Apodes possèdent presque toujours dans la peau du dos et des flancs de petites écailles cycloïdes. Les chromatophores sont généralement moins abondants que chez les autres Amphibiens.

Le *squelette* est massif et plus solide que celui des Anoures et des Urodèles. Les orbites sont minuscules et complètement entourées par des os. La colonne vertébrale se compose de deux cents vertèbres amphicœles ; l'atlas est articulé avec les deux condyles crâniens, les autres portant des côtes rudimentaires. Seule la musculature du tronc est quelque peu développée.

L'*appareil digestif* présente quelques différences par rapport à celui des autres Amphibiens ; l'œsophage est plus long, et la bouche est constituée de façon particulière : la langue est presque immobile et les dents, en crochets, sont implantées sur les mandibules, les prémaxillaires, les maxillaires et les vomers.

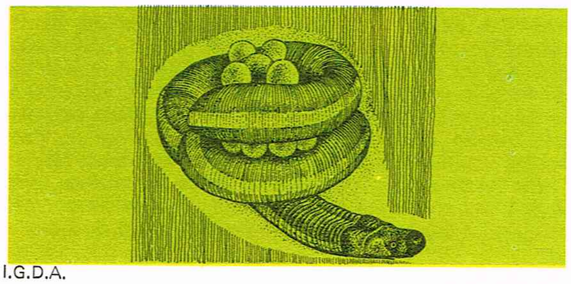
Le *cœur* se trouve très en arrière. Le sang veineux se mélange plus au sang artériel que chez les autres Amphibiens. Le larynx est rudimentaire, et la trachée, assez longue, a une fonction respiratoire partielle chez les Typhlonectidés. Le poumon gauche est rudimentaire.

Les *reins* sont très allongés. Les *organes génitaux* comportent des corps gras sous forme de lobes disposés en rangées continues et très développées. La fécondation est interne. L'organe copulateur est érectile et pourvu de pointes lui permettant de s'accrocher aux parois cloacales de la femelle. Les Apodes sont ovipares ou ovovivipares *(Typhlonectes)*. Les œufs sont pondus sur le sol.

Le *système nerveux* est semblable à celui des autres Amphibiens. L'appareil auditif est dépourvu d'oreilles externe et moyenne, alors que l'oreille interne est très développée. L'organe de Jacobson est plus complexe que chez les Anoures et les Urodèles. La réception des stimuli tactiles se fait par des terminaisons nerveuses libres, abondantes au niveau de la peau et du tentacule labial. Les organes de la ligne latérale sont totalement absents.

Ces Animaux atteignent une longueur de 1 m. Ils vivent dans des galeries qu'ils creusent dans le sol ou dans l'eau. Ils se nourrissent d'Invertébrés, exceptionnellement de Reptiles (Typhlopidés et Leptotyphlopidés). Ils résistent bien aux hautes températures. Leur longévité est pratiquement inconnue. Répandus dans toutes les régions tropicales humides, ils sont absents seulement à Madagascar et en Australie.

Ichthyophis glutinosus habite l'Asie continentale et insulaire. Il possède quatre cents sillons annulaires et une queue assez différenciée. Sa livrée est brun foncé ou bleu-noir, avec une large bande jaune sur les flancs. Les femelles pondent de un à vingt-deux œufs ellipsoïdaux, riches en substances vitellines, réunis les uns aux autres par de courts pédoncules. Les femelles s'enroulent



I.G.D.A.



A. Margiocco

▶ *En haut, un* Ichthyophis glutinosus *couvant ses œufs. En bas, un Amphibien Apode.*

tout autour pour les protéger avec leur corps. A l'éclosion, les larves possèdent trois grosses branchies ramifiées, et ont la queue plus longue que celle des adultes. La métamorphose, ou tout au moins sa dernière phase, a lieu dans l'eau.

Les représentants du genre *Caecilia*, répandus sur le continent américain, possèdent deux rangées de dents à la partie supérieure de la bouche. Ils sont couverts d'écailles cycloïdes incluses dans la peau et possèdent un petit tentacule lobulaire, entouré d'un sillon en forme de fer à cheval. *Caecilia thomsoni* atteint 1 m de long. *C. tentaculata* vit au Surinam, et se nourrit d'animalcules variés qu'il capture la nuit dans les sous-bois. *C. gracilis*, qui mesure au maximum 70 cm, habite en Guyane et en Équateur, et se nourrit essentiellement de fourmis.

Geotrypetes seraphini se rencontre en Afrique occidentale et centrale. Il est caractérisé par des dents maxillaires disposées en deux séries, un tentacule placé au centre d'un sillon en fer à cheval, et des yeux assez visibles. Il mesure près de 20 cm. La métamorphose se fait presque totalement dans l'œuf, et les jeunes ne passent pas par une période de vie aquatique.

Typhlonectes compressicauda (Guyane et Venezuela), long de 45 cm, a la queue comprimée. La peau dépourvue d'écailles est riche en glandes granuleuses et muqueuses. L'ouverture cloacale est située au milieu d'un disque adhésif. La livrée est brun olivâtre. Il vit perpétuellement dans l'eau et s'y déplace comme une anguille. Les larves, au nombre de cinq ou six, restent dans l'œuf, qui reste dans l'utérus maternel jusqu'à la fin de son développement. Au cours de la vie intra-utérine, ces larves développent trois paires de branchies, soudées pour former deux membranes richement vascularisées, qui entourent l'embryon et servent aux échanges gazeux avec la paroi de l'utérus. Les branchies s'atrophient avant la sortie du jeune dans le milieu extérieur.



A. Margiocco

▲ ***La vipère commune* (Vipera aspis) *est une espèce extrêmement répandue ;***
elle appartient, dans le groupe des Reptiles, à la famille des Vipéridés, plus spécialement adaptés à la fonction venimeuse.

REPTILES

Les Reptiles *(Reptilia)* sont apparus probablement, au Carbonifère, il y a deux cent soixante-quinze millions d'années. On ne sait pas avec certitude quels furent leurs ancêtres les plus éloignés ; la plupart des herpétologues pensent qu'ils dérivent d'Amphibiens Stégocéphales, qui furent les premiers Vertébrés à abandonner le milieu aquatique. Le terme de passage entre les Amphibiens et les Reptiles est représenté par les Cotylosauriens, très communs au Carbonifère. De ces formes très primitives dérivèrent quatre groupes, auxquels on a donné le rang de sous-classes, et dont, aujourd'hui, la plupart ont disparu.

Au groupe des *Anapsidés* appartiennent les Testudinates, ou Chéloniens (environ deux cents espèces), qui, apparus au Permien, ont conservé à peu près inchangés leurs caractères archaïques.

Les *Parapsidés* ont connu leur apogée au Crétacé, avec les Plésiosaures et les Ichthyosaures, et se sont éteints dès la fin de l'ère secondaire.

Les *Synapsidés* dérivent des Anapsidés. Apparus au Carbonifère et disparus au Trias, ce sont probablement les ancêtres des Mammifères.

Les *Diapsidés,* qui constituent le groupe le plus vaste des Reptiles, apparurent au Permien et se scindèrent en deux super-ordres, les Archosauriens et les Lépidosauriens. Les premiers ont donné naissance à l'ordre des Crocodiliens (qui comprend actuellement vingt-trois espèces) ainsi qu'aux Saurischiens et Ornitischiens. Quant aux seconds, ils ont produit au Trias les Rhynchocéphales, représentés aujourd'hui par le sphénodon ou hatteria, et au Jurassique les Squamates, dont la plupart existent toujours. Ces derniers comprennent environ deux mille sept cents Ophidiens et trois mille Sauriens.

La taille des Reptiles actuels est assez modeste, et c'est exceptionnellement que certains atteignent 10 m.

Les Reptiles se distinguent des autres Vertébrés par une peau presque totalement dépourvue de glandes, et constituée par une couche externe cornée, très épaisse, à écailles ou à plaques, et des plaques osseuses dermiques pouvant former une véritable cuirasse. Les membres, habituellement au nombre de quatre et possédant cinq doigts, toujours armés de griffes, sont de formes diverses. Chez certains ils sont réduits à une seule paire, chez d'autres, ils manquent totalement, auquel cas les os des ceintures scapulaire et pelvienne sont très rudimentaires ou disparaissent complètement. Le squelette est ossifié et le crâne présente un seul condyle occipital.

Les Reptiles sont des Animaux poïkilothermes. Ils possèdent douze paires de nerfs crâniens.

Leur cœur est divisé en trois cavités : deux oreillettes et un ventricule. Ce dernier est pourvu d'un septum, qui est complètement fermé chez les Crocodiliens. Les arcs aortiques sont au nombre de deux, et les globules rouges sont nucléés et de forme arrondie.

La respiration s'effectue, normalement, au moyen de poumons, et dans certains cas (toujours partiellement) par le cloaque abondamment vascularisé.

La fécondation est interne et a toujours lieu au moyen d'organes copulateurs. Les œufs, plus ou moins gros, ont une coquille calcaire ou parcheminée ; ils sont pondus après la fécondation ou parfois conservés dans le sein maternel jusqu'au développement complet de l'embryon. Dès la naissance, les petits ressemblent aux adultes ; parfois, ils en diffèrent par la livrée.

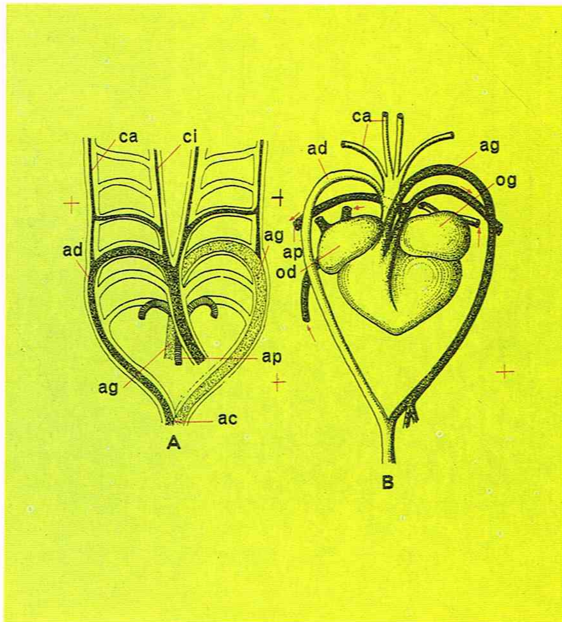
Les sous-classes des Parapsidés et des Synapsidés, entièrement éteintes, ne seront pas étudiées ici. Seuls les Anapsidés (Chéloniens) et les Diapsidés (Crocodiliens, Rhynchocéphales et Squamates) seront traités.

Sous-classe des Anapsidés

Le nom d'Anapsidés *(Anapsida)* signifie en grec « dépourvu d'arcs »; en effet, contrairement à ce qui a lieu chez les autres Reptiles, à la partie latéro-postérieure du crâne, l'os postorbitaire et le squamosal ainsi que le jugal et le pariétal sont unis et constituent une surface plane, sans trace d'aucune fosse temporale.

Les Anapsidés dérivent directement des Amphibiens. Leurs fossiles ont été découverts dans les couches du Permien inférieur. Le passage des Amphibiens aux Reptiles a dû se faire au Carbonifère. La forme de ces Anapsidés était intermédiaire entre celle des Urodèles et celle des Sauriens et leur taille assez modeste.

Les Anapsidés comptent deux ordres : celui des Cotylosauriens, entièrement éteint, et celui des Chéloniens qui compte encore des représentants.



I.G.D.A.

▶ ***A, schéma de la transformation des arcs aortiques chez les Reptiles : ca, carotide externe; ci, carotide interne; ad, aorte droite; ag, aorte gauche; ap, aorte pulmonaire; ac, aorte commune; B, schéma du cœur et des gros vaisseaux chez une tortue : od, oreillette droite; og, oreillette gauche; ad, aorte droite, ag, aorte gauche; ca, carotides; ap, artère pulmonaire (les flèches indiquent la direction du courant sanguin).***

Classe des Reptiles

☐ *Sous-classe des Anapsidés*

- ○ *Ordre des Cotylosauriens**
- ○ *Ordre des Chéloniens*

☐ *Sous-classe des Parapsidés**

☐ *Sous-classe des Synapsidés**

☐ *Sous-classe des Diapsidés*

— Super-ordre des Archosauriens

- ○ *Ordre des Pseudosuchiens**
- ○ *Ordre des Phytosauriens**
- ○ *Ordre des Saurischiens**
- ○ *Ordre des Ornithischiens**
- ○ *Ordre des Ptérosauriens**
- ○ *Ordre des Crocodiliens*

— Super-ordre des Lépidosauriens

- ○ *Ordre des Éosuchiens**
- ○ *Ordre des Rhynchocéphales*
- ○ *Ordre des Squamates*

* *Groupes fossiles*

Ordre des Chéloniens

Le plus ancien représentant de l'ordre des Chéloniens *(Chelonia)*, ou tortues, est l'eunothosaure, petit Reptile dont le squelette incomplet a été découvert en Afrique du Sud dans les couches du Permien.

Les premières tortues proprement dites apparurent seulement au Trias moyen et, bien qu'elles aient donné des formes terrestres, d'eau douce et marines, toutes les espèces sont restées à peu près inchangées.

Ces Vertébrés ont un tronc très élargi, raccourci et protégé par une très forte *carapace*, convexe à la partie supérieure, et qui laisse, en avant, dépasser la tête et les pattes antérieures, en arrière, les pattes postérieures et la queue. Cette carapace est constituée par les os du squelette interne et par des plaques dermiques recouvertes d'écailles cornées épidermiques. Seules, quelques espèces ont la peau molle. La carapace est divisée en deux parties : l'une supérieure, le bouclier ou carapace proprement dite, et l'autre inférieure, le plastron; elles sont soudées l'une à l'autre ou réunies par des ligaments élastiques.

Le *bouclier* est constitué par cinq séries longitudinales de plaques osseuses : des plaques médianes ou vertébrales le long de la colonne vertébrale, deux plaques costales situées sur les côtés des vertébrales, et deux plaques marginales, bordant à droite et à gauche les costales. Le plastron se compose de quatre paires de plaques symétriques, plus une plaque impaire.

Sauf chez les Dermochélyidés, la partie dorso-lombaire de la colonne vertébrale des tortues est soudée à la face interne du bouclier au niveau des plaques vertébrales, et les côtes sont unies aux plaques costales. Les ceintures scapulaire et pelvienne, à la différence de ce qu'on observe chez les autres Vertébrés, se trouvent à l'intérieur des côtes. Il n'y a pas de sternum ni de clavicule. La ceinture scapulaire présente sur les côtés un os triradié; l'omoplate s'étend obliquement vers le haut et en avant, s'appuyant au bouclier; le procoracoïde est dirigé vers l'intérieur; enfin, le coracoïde est dirigé obliquement, vers l'arrière et le bas. Les trois os convergent dans l'acétabulum, où s'articule l'humérus. La ceinture pelvienne est formée par trois paires d'os typiques. Le bouclier et le plastron sont recouverts de plaques cornées, juxtaposées ou imbriquées, qui ne correspondent ni par la forme ni par le nombre aux plaques osseuses sous-jacentes.

La *colonne vertébrale* est constituée au maximum par trente-six vertèbres, et, comme les dorsales et les lombaires sont soudées au bouclier, elle est seulement mobile aux parties cervicale et caudale. Le squelette de la tête est de type anapsidé, dépourvu de foramen interpariétal, avec le carré soudé aux autres os, et possède un condyle occipital trilobé. La mâchoire et la mandibule sont totalement dépourvues de dents; celles-ci sont remplacées par quelques pièces cornées très coupantes. Le cou, la tête, les pattes et la queue peuvent rester hors de la carapace ou y être cachés. La rentrée du cou peut se faire selon un mouvement vertical ou horizontal.

Les pattes sont pentadactyles. Chez les tortues marines, les membres antérieurs ont les doigts entourés par la peau : ils sont plus robustes et mieux adaptés à la nage que les pattes postérieures. Chez les tortues d'eau douce, par contre, il n'y a pas de palettes, et tous les doigts sont unis par une membrane. Chez les tortues terrestres, enfin, les membres sont plus brefs, avec des doigts très courts à griffes robustes.

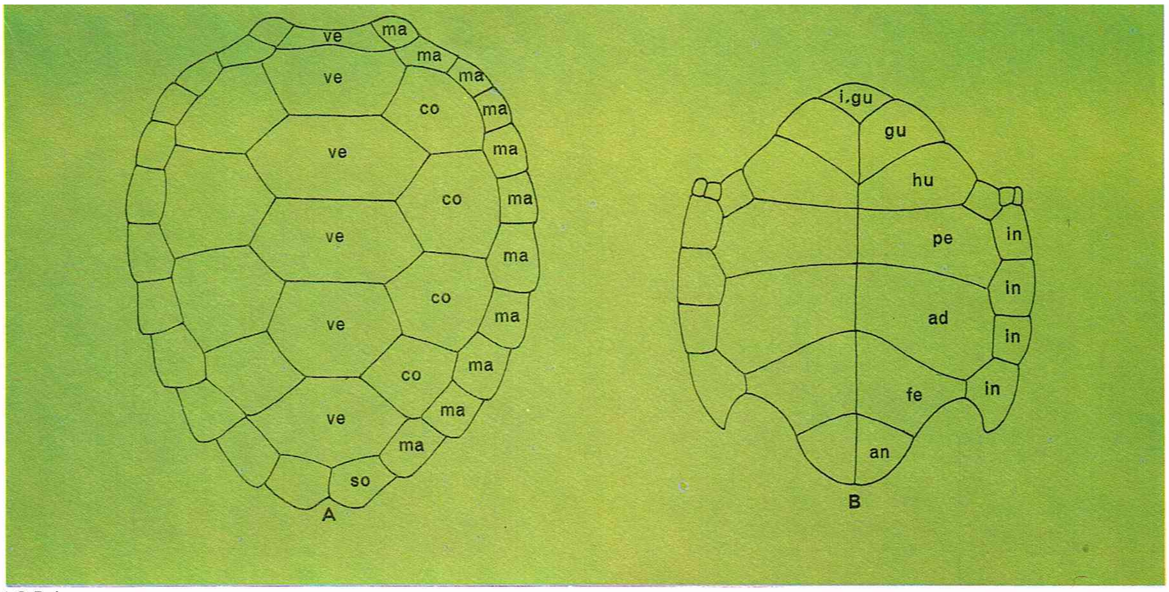
La peau de la tête, du cou, des pattes et parfois aussi la carapace peuvent être nues ou pourvues de plaques et de tubercules variés.

Les muscles thoraciques sont fort peu développés, au contraire de ceux des pattes et du cou.

En ce qui concerne l'*appareil digestif*, la langue est molle et non protractile, l'œsophage pourvu de nombreuses papilles, l'estomac habituellement simple, et l'intestin peut être dépourvu de cæcum.

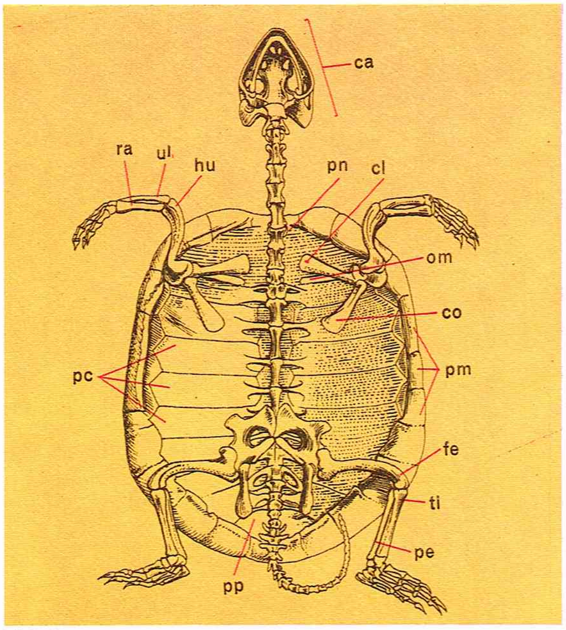
Le *système respiratoire*, particulier, ne se retrouve pas chez les autres Tétrapodes : comme la cage thoracique est immobile, l'introduction et la sortie de l'air dans les poumons sont dues aux mouvements du cou et des pattes antérieures. Les espèces aquatiques respirent également par le cloaque.

Le *système nerveux* ne présente pas de caractéristiques spéciales. L'ouïe semble peu développée. L'oreille ne présente pas de conduit auditif externe, et la membrane

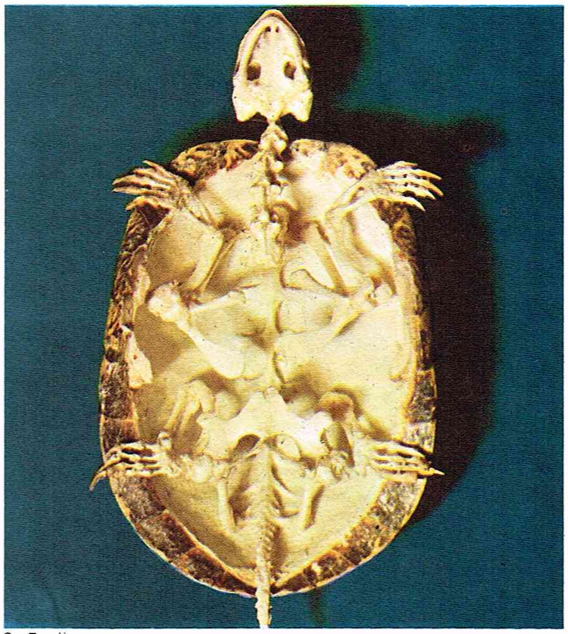


◄ *Bouclier (A) et plastron (B) de* Chelonia mydas *montrant la disposition des plaques cornées : ve, vertébrales; co, costales; ma, marginales; so, supra-caudale ou post-vertébrale; i. gu, inter-gulaire; gu, gulaire; hu, humérale; pe, pectorale; ad, abdominale; fe, fémorale; an, anale; in, infra-marginales.*

I.G.D.A.



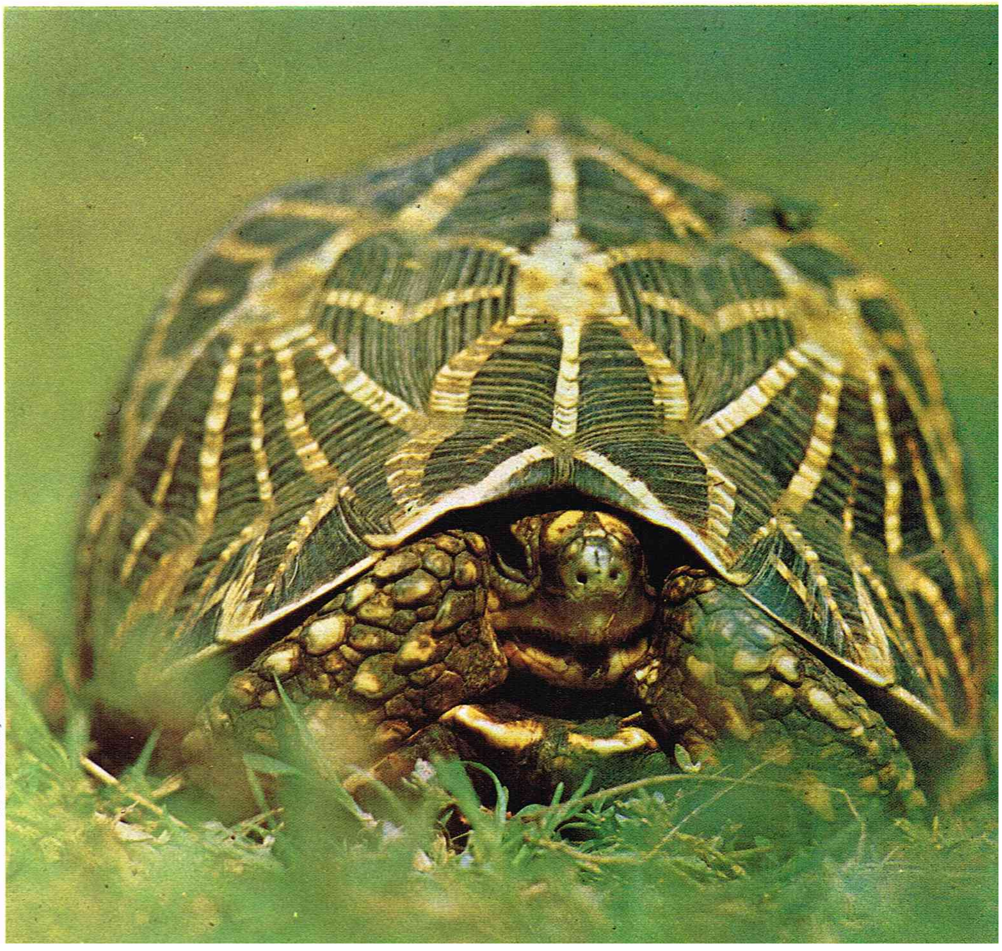
I.G.D.A.



C. Bevilacqua

◄ *Représentation schématique (à gauche) et réelle (à droite) du squelette d'*Emys orbicularis *: ca, os de la tête; ra, radius; ul, cubitus; hu, humérus; pn, plaque nucale; cl, clavicule; om, omoplate; co, coracoïde; pm, plaques marginales; pc, plaques costales; fe, fémur; ti, tibia; pe, péroné; pp, plaque coccygienne.*

▼ *La classification actuelle des Chéloniens utilise le mode de rétraction de la tête dans la carapace; ici,* Testudo elegans *(Testudinidés).*



J. H. Tashjian

tympanique affleure en surface ou est invisible. L'œil est en contact avec les glandes lacrymales et les glandes de Harder; il est protégé par trois paupières. La pupille est ronde, et la sclérotique présente de nombreuses petites plaques osseuses.

A la différence de celui des autres Reptiles, l'organe sexuel mâle a un seul pénis. L'appareil sexuel femelle est caractérisé par la grande taille de l'ovaire. Les tortues se reproduisent au moyen d'œufs pondus dans des trous creusés par la femelle. L'incubation s'effectue à la température ambiante.

La longévité des tortues est grande : un exemplaire de *Testudo sumeirii*, capturé aux îles Seychelles en 1766, à un âge déjà avancé, est mort accidentellement en 1918; on peut évaluer qu'il avait près de deux cents ans. Les tortues des Galapagos vivent près de cent cinquante ans; la tortue grecque atteint cent vingt-cinq ans, et la cistude d'Europe dépasse cent ans.

Les tortues résistent fort mal aux hautes températures surtout quand celles-ci s'accompagnent d'une grande sécheresse; la mort advient lorsque la température interne dépasse 40 °C. La résistance au jeûne est très grande : ainsi, un individu d'*Emys orbicularis* est resté six ans sans se nourrir.

Les tortues sont chassées par les grands Carnivores, par divers Oiseaux de proie, certains requins, et surtout par l'homme.

La distribution géographique des Chéloniens est limitée à la bande intertropicale et aux zones situées immédiatement au nord et au sud de celle-ci.

Les Chéloniens actuels se divisent en deux grands sous-ordres. Cette séparation est établie en fonction du mode de rétraction de la tête dans la carapace. Les *Cryptodires* rétractent leur cou en décrivant une courbe dans le plan vertical, alors que chez les *Pleurodires* celle-ci est décrite dans le plan horizontal.

Sous-ordre des Cryptodires

Ce sous-ordre important comprend neuf familles.

Les **Dermatémydidés** *(Dermatemydidae)* renferment une seule espèce, *Dermatemys mawii*, dont la biologie est mal connue. La plaque nucale est pourvue d'un processus costiforme s'étendant sous les plaques marginales. La région temporale n'est pas protégée. Le plastron est relié au bouclier par un pont mobile. En outre, la carapace est très déprimée. Le cou et la queue sont entièrement rétractiles. Cette espèce se trouve dans les cours d'eau d'Amérique centrale.

Les **Kinosternidés** *(Kinosternidae)* comprennent des genres dont la plaque nucale se prolonge sous les plaques marginales par un processus costiforme. La région temporale n'est pas protégée par des os, et le plastron a une forme compliquée et variable. Ils renferment une vingtaine d'espèces d'Amérique du Nord, centrale, et d'une partie de l'Amérique du Sud.

Chez *Sternotherus odoratus*, la tortue musquée, le plastron, uni au bouclier par un pont bref, est incisé sur le lobe inférieur. La queue, dans les deux sexes, est pourvue d'une pointe cornée. Les doigts sont palmés et couverts d'une peau rugueuse. Les pattes postérieures des mâles sont armées, du côté interne, de deux groupes de plaques cornées. Cette tortue est strictement aquatique et nage très bien. Dans la seconde moitié de juin, la femelle pond dans des cavités sous la végétation riveraine. Cette espèce possède sur les flancs deux glandes, qui sécrètent une substance jaune à odeur musquée. Elle vit au Canada, et dans l'est des États-Unis jusqu'au golfe du Mexique.

Kinosternon subrubrum, la tortue boueuse, a le lobe antérieur du plastron tronqué en avant et mobile chez les adultes. Le bouclier des jeunes est parcouru par trois carènes longitudinales. Les pattes postérieures des mâles possèdent des plaques cornées sur les côtés. Le bouclier est long de 12 cm. Nageant et chassant bien, cette tortue vit dans la vase du fond des rivières et se nourrit de larves, de Vers, de Crustacés, etc. On la rencontre dans l'est des États-Unis.

Les **Chélydridés** *(Chelydridae)* comprennent des tortues d'eau douce, qui possèdent un bouclier relativement petit et aplati, complètement ossifié chez les individus âgés. Les Chélydridés sont endémiques dans toute l'Amérique et comptent très peu de genres.

Chelydra serpentina, la tortue happante, a la tête à peu près triangulaire. Le museau est pointu et porte deux appendices dermiques. Les mâchoires sont redoutables, avec la partie supérieure formant comme un bec d'Oiseau. Les pattes sont recouvertes d'une peau très rugueuse et munie de quelques plaques osseuses. La queue porte sur le dessus des plaques cornées et carénées. Le bouclier est très denté au bord postérieur. Cette tortue mesure jusqu'à 1 m de long, pour un poids maximal de 20 kg. Elle vit de préférence dans les régions marécageuses; elle passe le jour dans l'eau, se rendant à terre seulement la nuit. Les œufs sont pondus dans des trous creusés par la femelle sur les rivages des rivières et recouverts de Végétaux en décomposition. Très vorace et batailleuse, elle fait des ravages chez les Poissons, les Amphibiens, les Sauriens, les Ophidiens, les Oiseaux et les Mammifères. En quelques mois, un seul individu peut faire disparaître la faune aquatique de tout un étang. On trouve cette tortue du Canada jusqu'au Costa Rica.

Macrochelys temminckii, la tortue alligator, atteint 1,50 m de long. Sa carapace est munie de trois fortes carènes longitudinales, et son menton est pourvu de nombreux appendices dermiques. Nocturne, elle vit de préférence en eau profonde. De mêmes mœurs que la tortue happante, elle est encore plus vorace. On la rencontre dans le sud-ouest des États-Unis.

Les **Platysternidés** *(Platysternidae)* sont caractérisés par le grand développement de la tête, par l'importante dépression du bouclier, et par l'extraordinaire longueur de la queue. Cette famille comprend une seule espèce, *Platysternum megacephalum*, surtout aquatique, qui habite la Chine méridionale, le Siam et la Birmanie.

Les **Testudinidés** *(Testudinidae)* forment la famille la plus vaste de l'ordre et comprennent une centaine d'espèces. Ils possèdent un plastron composé de neuf os; les vertèbres sont procœles, et le cou est entièrement rétractile dans la carapace.

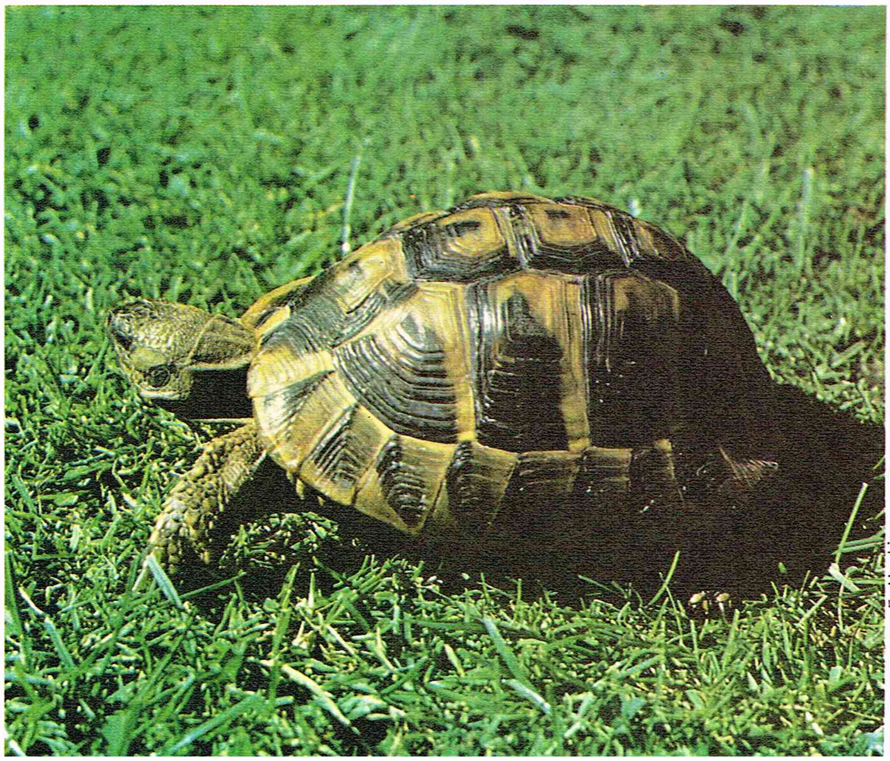
Testudo hermanni, la tortue de Hermann, possède cinq plaques vertébrales qui sont toujours plus étroites que les plaques costales, ces dernières étant légèrement convexes, et la dernière un peu plus grande que les autres. Il y a vingt-cinq plaques marginales et deux supracaudales; la nucale est petite et étroite. La longueur maximale est de 30 cm, et le poids peut atteindre près de 2 kg. Elle habite le sud de l'Europe, où elle fréquente les zones sablonneuses à température douce, riches en eau et couvertes d'une abondante végétation. Uniquement diurne, elle se nourrit de matières végétales et de quelques petits Invertébrés. En plein été, les mâles, reconnaissables à leur queue moins longue que celle des femelles, se disputent leurs compagnes en de violents combats. L'accouplement dure plusieurs heures. Les femelles pondent à l'abri de la végétation. Les petits naissent en septembre. L'hibernation, liée à la température ambiante, commence, normalement, au milieu de l'automne et se termine au milieu du printemps. Cette tortue ne supporte pas les températures supérieures à 37 °C.

T. graeca, la tortue grecque, est très semblable à la précédente. Elle en diffère essentiellement par une

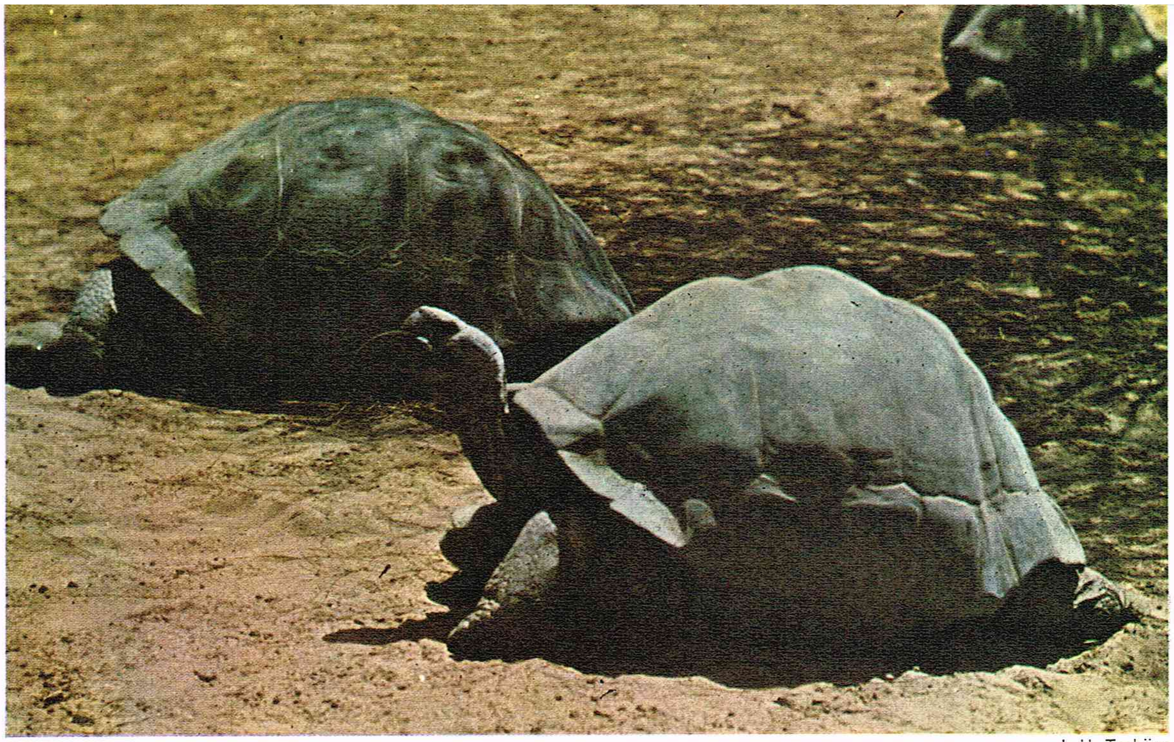
▼ *En haut,* **Platysternum megacephalum** *est l'unique espèce des Platysternidés, famille caractérisée par le grand développement de la tête et par la très grande longueur de la queue. En bas,* **Testudo hermanni**, *la tortue de Hermann, habite le sud de l'Europe.*



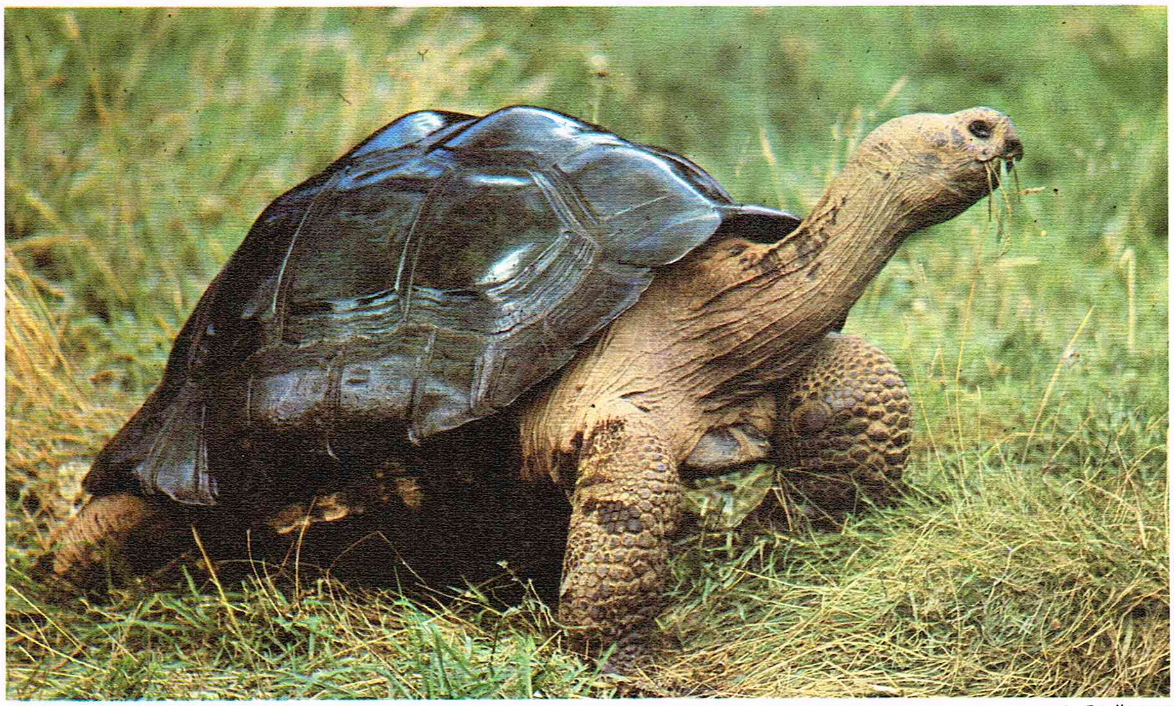
A. Margiocco



E. Hosking



J. H. Tashjian



C. Bevilacqua

▲◀ *En haut,* **Testudo elephantopus,** *espèce diurne vivant en colonies. En bas,* **Testudo nigrita,** *dont il existe encore quelques exemplaires aux îles Galapagos.*

plaque supracaudale unique et un grand tubercule conique sur les cuisses. Elle mesure au maximum 27 cm de long. Elle habite le sud de l'Europe, le sud-ouest de l'Asie et l'Afrique du Nord.

T. marginata est caractérisée par la convexité des plaques du bouclier, riches en stries concentriques; en outre, le bouclier est allongé et son bord postérieur très denté. Cette tortue qui atteint près de 30 cm vit dans le sud de la Grèce et en Sardaigne, où elle aurait été importée.

Testudo horsfieldi a le bouclier aplati et non bombé au niveau des plaques vertébrales. Elle possède une seule supracaudale. La queue a une pointe cornée. Cette tortue présente quatre griffes aux membres antérieurs, et cinq aux postérieurs. De mœurs semblables aux précédentes, elle vit à l'est de la mer Caspienne jusqu'au nord-ouest du Pakistan.

Les îles Galapagos abritaient de nombreuses espèces de tortues, dont la plupart sont aujourd'hui disparues. La particularité de ces formes est leur extraordinaire taille. *T. nigrita,* de l'île Indéfatigable, existe encore à quelques exemplaires. La carapace mesure plus de 1 m. *T. elephantopus,* la tortue géante, espèce diurne qui vit en colonies, est uniquement herbivore. Dans la nature ces tortues ont une longévité de plus de 100 ans.

Certaines espèces endémiques des îles Aldabras, Maurice et Rodriguez sont semblables à celles des îles Galapagos. De rares individus *Testudo gigantea,* dont la carapace mesure 1,25 m de long, y vivent encore.

T. agassizi, la tortue du désert, possède une carapace longue de 28 cm, déprimée dans la zone vertébrale et à bord antérieur incisé au milieu; le lobe antérieur du plastron est tourné vers le haut et arrive presque au niveau de la carapace. Elle fréquente les lieux sablonneux, à la fois pierreux et couverts d'arbustes. Matinale et crépusculaire, elle se nourrit exclusivement de plantes grasses. Elle résiste très bien au manque d'eau : c'est la tortue qui supporte le mieux les fortes températures (au-delà de 40 °C). On la trouve dans les déserts de l'Arizona, du Nevada, de l'Utah, et de l'État mexicain de Sonora. Ayant été victime d'une chasse sans merci, elle est maintenant protégée en Californie.

Kinixis erosa, la tortue denticulée, a le plastron articulé. Il existe, entre les deux plaques marginales et les deux costales médianes, une sorte de charnière permettant la fermeture complète de l'orifice d'où sortent les pattes postérieures et la queue. Cette espèce vit dans les endroits secs et chauds; elle est essentiellement diurne. On la rencontre dans toute la bande tropicale africaine.

Les **Emydidés** *(Emydidae)* comprennent une vingtaine de genres. Ce sont des espèces aquatiques, à carapace ovalaire, aplatie, à pattes palmées.

Terrapene carolina, la tortue-boîte, qui atteint jusqu'à 15 cm, est pourvue d'une articulation transversale située



▶ *Jeune spécimen de* **Pseudemys scripta,** *espèce très recherchée pour les aquariums.*

A. Margiocco

entre les plaques pectorales et les abdominales, ce qui permet aux lobes postérieur et antérieur de se déplacer et de rejoindre les bords antérieur et postérieur de la carapace. Cette espèce s'adapte à tous les milieux, et son alimentation est variée. La femelle, lors de la ponte, mouille ses œufs avec une sécrétion provenant du cloaque. Cette tortue habite l'est des États-Unis.

Emys orbicularis, la cistude d'Europe, est l'unique Emydidé européen fréquentant les eaux douces. Elle aussi a le bouclier relié au plastron par des ligaments fibro-cartilagineux, qui permettent une certaine mobilité des deux parties de la carapace. Les doigts sont reliés par une membrane et possèdent des griffes. La queue est allongée et ne possède pas de pointe terminale. Le bouclier possède une plaque nucale et a une plaque caudale divisée en deux. Les mâles ont un plastron concave, alors que celui des femelles est plan. La femelle est toujours plus grande que le mâle. Essentiellement palustre et aimant les fortes chaleurs, cette tortue passe le jour sur les rives des étangs, cachée dans la végétation ou parmi les galets. La nuit, elle va à la recherche de toutes sortes de proies vivantes. L'accouplement a lieu au printemps, et la femelle vient pondre à terre. Les mâles atteignent la maturité sexuelle entre six et huit ans, les femelles seulement à quinze ans. La croissance se poursuit jusqu'à quarante ans. Cette tortue tombe en léthargie en octobre et dort jusqu'au printemps. Elle habite l'Europe centro-méridionale, l'Asie occidentale et le nord-ouest de l'Afrique.

Clemmys caspica, semblable à l'espèce précédente, est caractérisée par un bouclier distinct, fortement déprimé, soudé au plastron, portant une carène longue, au maximum, de 20 cm. Elle habite le sud de l'Europe, l'ouest de l'Afrique du Nord, et l'Asie occidentale.

Pseudemys scripta est très recherchée pour les aquariums. La carapace, longue de près de 25 cm, est déprimée, ovalaire, carénée chez les jeunes, légèrement plus large à l'arrière. La tête est petite, avec un museau obtus. Les pattes sont assez longues, avec des pieds palmés et pourvus de griffes, particulièrement développées chez les mâles. Cette espèce vit dans les rivières et les étangs, cachée dans la vase du fond ou à proximité de la rive. Excellente nageuse, elle se nourrit de proies animales et de matières végétales. Au printemps, la femelle pond dans des trous du sable et près de l'eau. Cette espèce vit dans les grandes plaines des États-Unis.

Les **Chéloniidés** *(Cheloniidae)* ont le bouclier en forme de cœur, recouvert de grandes plaques cornées, juxtaposées ou imbriquées. Les pattes sont grandes, natatoires, et ont les doigts cachés par la peau et armés partiellement d'ongles. Le cou est peu rétractile. La tête est grande et forte. La queue est brève et la plaque nucale ne présente pas de processus costiforme. Ils abondent dans les mers tempérées et tropicales.

Caretta caretta, le caret, a un bouclier entièrement ossifié, couvert de plaques cornées juxtaposées. Les pattes antérieures sont très grandes, et, chez les jeunes, pourvues de deux griffes, comme les pattes postérieures. Ces griffes sont absentes chez les adultes. La taille totale ne dépasse pas 1,30 m. Uniquement marine, cette tortue vit à quelques kilomètres des côtes. Elle reste presque toujours en surface, s'endormant souvent et se laissant porter par les courants. Elle se nourrit de Mollusques, de Crustacés et de Poissons. Au moment de la reproduction, la femelle pond, la nuit, sur une plage non fréquentée par l'homme et à une certaine distance de la zone battue par la marée. Cette espèce habite la Méditerranée, l'océan Atlantique, la mer Noire, l'océan Indien et l'océan Pacifique.

Chelonia mydas, la tortue verte ou franche, a un bouclier parcouru, chez les jeunes, par une carène peu importante située le long de la ligne vertébrale. Les pattes antérieures sont plus développées que les postérieures; tous les membres portent une griffe à chaque premier doigt. La queue est très courte, la longueur totale est, au maximum, de 1,60 m. Cette tortue vit aussi bien au large que près des côtes, solitaire ou en colonies, et navigue de préférence en surface. Elle se nourrit de zostères et d'autres Phanérogames croissant à faible profondeur. A différentes époques, selon les zones, la femelle va pondre, de nuit, à environ 50 m de la zone de plage battue par les vagues, dans des endroits déserts. Il y a plusieurs pontes par an. Environ deux mois plus tard, les œufs éclosent et les petits vont dans la mer. Cette espèce, qui habite l'océan Indien, l'océan Pacifique, l'océan Atlantique et la Méditerranée, est en voie de disparition; c'est pourquoi on la protège dans certaines zones de la mer des Caraïbes et entre l'île de l'Ascension et la côte du Brésil, où elle effectue périodiquement des migrations en masse.

Eretmochelys imbricata, la tortue à écailles, a un bouclier incomplètement ossifié et couvert de grandes écailles cornées et imbriquées. Les pattes sont très grandes, natatoires, et pourvues de deux griffes. La carapace atteint 85 cm de long. Cette tortue se nourrit de matière végétale, mais aussi de Poissons ou de tout autre Animal. Elle fréquente les mêmes mers que *C. mydas.*

Les **Dermochélyidés** *(Dermochelyidae),* qui sont les plus grands Chéloniens actuels, se distinguent des autres familles de cet ordre par l'absence de carapace osseuse et de véritables écailles. En outre le plastron est formé de huit éléments et dépourvu d'endoplastron. Ils vivent dans les mers des régions tropicales.

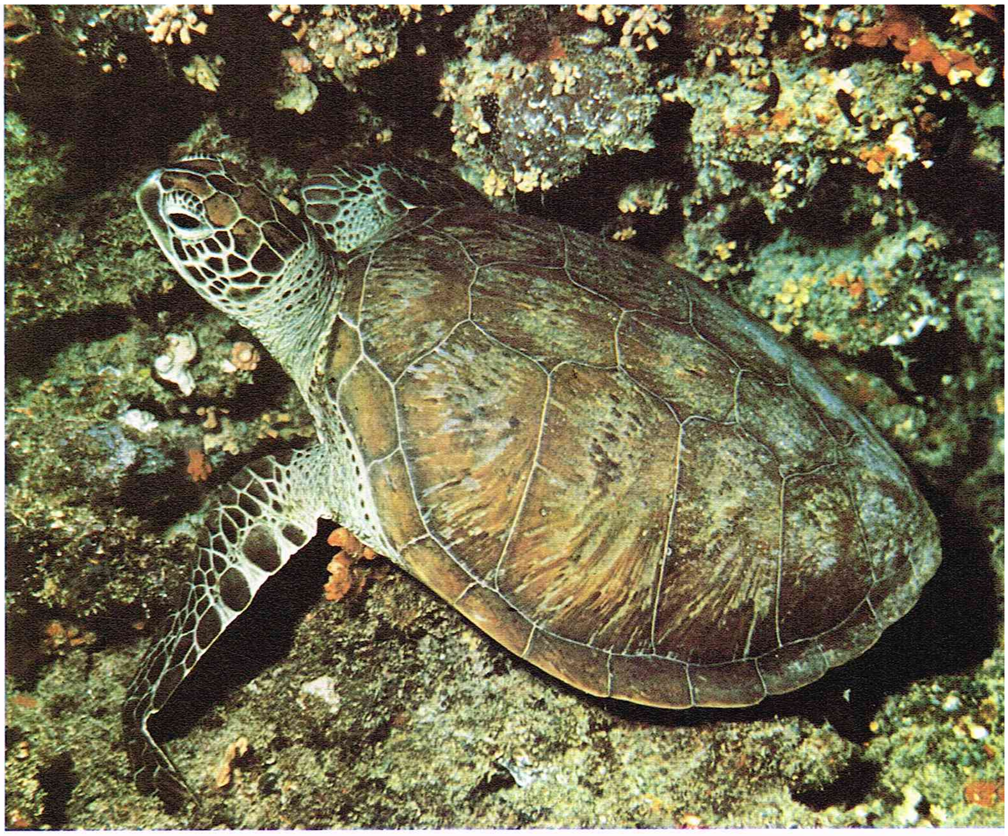
Dermochelys coriacea, la tortue-luth, atteint une longueur totale de 2,30 m. Le bouclier est allongé, ossifié dans la région supérieure, et parcouru par sept carènes longitudinales nettement dentelées chez les adultes. La partie inférieure est seulement partiellement ossifiée et

possède cinq carènes. Tout le bouclier est recouvert par une peau coriace et très solide. La tête et les pattes ne peuvent se rétracter dans la carapace. Les membres antérieurs sont fortement aplatis et, chez les jeunes, ont la même longueur que le bouclier. La queue est pointue et presque entièrement cachée. Les *Dermochelys* vivent de préférence en haute mer, s'y nourrissant de matières végétales et d'Animaux; les jeunes mangent uniquement des Poissons. Dans les mers situées entre 15° de latitude nord et 15° de latitude sud, la ponte a lieu en juillet et en août, la nuit, sur les plages désertes, à 15 m environ de la ligne de marée. Cette ponte est interrompue par des intervalles de sept à dix jours, puis la mère abandonne définitivement la côte. Une femelle peut pondre jusqu'à mille œufs en une seule saison. Les mœurs de ce géant des mers sont encore peu connues. La tortue-luth habite l'océan Pacifique, l'océan Indien, l'océan Atlantique et la Méditerranée.

Les **Carettochélyidés** *(Carettochelyidae)* sont caractérisés par un bouclier dépourvu de revêtement corné, un plastron constitué de neuf os dermiques, des pattes transformées en palettes natatoires (seuls les deux doigts internes sont pourvus de griffes), et un cou non rétractile. L'unique espèce de la famille est *Carettochelys insculpta*, très rare, confinée à la rivière Fly de la Nouvelle-Guinée. Son bouclier mesure 50 cm de long.

Les **Trionychidés** *(Trionychidae)* ont le bouclier et le plastron dépourvus de plaques cornées. Les mâchoires sont couvertes de peau. Le museau est très allongé. La tête et le cou sont totalement rétractiles. Les pattes, palmées, ont seulement les trois doigts internes pourvus de griffes. Cette famille est représentée par une dizaine de genres, qui vivent dans les eaux douces d'Afrique, d'Asie et d'Amérique du Nord.

Amyda spinifera a une carapace longue de près de 40 cm, presque discoïdale et recouverte de peau coriace. Elle vit dans les étangs, les marais, et surtout les rives basses et vaseuses des grands fleuves. Très agile et nageuse rapide, c'est peut-être aussi la tortue qui se déplace le plus vite sur la terre ferme. Quand elle est menacée, elle s'ensevelit rapidement dans la vase; cependant, elle est également très irritable et se défend. Active seulement durant la nuit, elle pêche ou chasse, dans l'eau et sur les rives, des Poissons, des Amphibiens, des Ophidiens, des Sauriens et de jeunes Oiseaux des marais. Cette tortue habite l'Amérique du Nord : le bassin du Mississippi, vers l'ouest jusqu'au Colorado et au Montana, et au nord jusqu'aux lacs Érié et Ontario et au Saint-Laurent.



D. Faulkner

▲ *La tortue marine,* **Chelonia mydas,** *est une espèce en voie de disparition.*



A. Margiocco

◀ *La tortue à écailles* **(Eretmochelys imbricata)** *vit dans les océans Indien, Pacifique et Atlantique et la Méditerranée.*



A. Margiocco

◀ **Caretta caretta,** *le caret, est une espèce uniquement marine, restant presque toujours en surface à quelques kilomètres des côtes.*

Sous-ordre des Pleurodires

Ce sous-ordre ne comporte que deux familles.

Les **Péloméduasidés** *(Pelomedusidae)* comprennent trois genres, *Pelomedusa, Pelusios* et *Podocnemis,* les deux premiers étant répandus en Afrique centro-méridionale et à Madagascar, et le troisième habitant à Madagascar et en Amérique du Sud.

Podocnemis expansa, d'Amérique du Sud, est la plus grande espèce de la famille. Les adultes ont une carapace longue de 80 cm au maximum. La tête est très comprimée. Cette tortue vit, isolée ou par petits groupes, dans les marais de la zone tropicale, à l'est des Andes. Elle se nourrit de matières végétales. A la saison sèche, à l'époque de la reproduction, cette espèce se rassemble par troupes de centaines d'individus sur les bancs de sable. La femelle, toujours plus grosse que le mâle, pond de nuit.

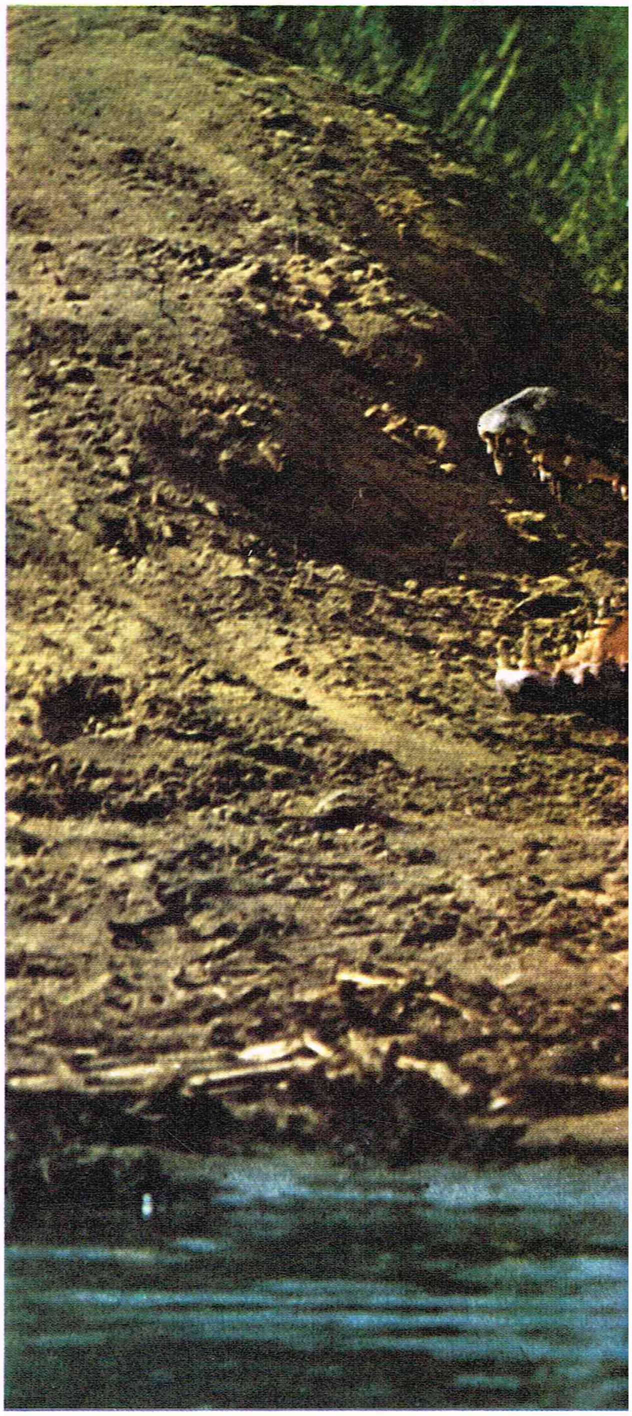
Les **Chélidés** *(Chelidae),* contrairement aux Péloméduasidés, ne peuvent cacher complètement leur tête et leur long cou sous leur carapace. Cette famille comprend huit genres, dont un grand nombre d'espèces réparties en Amérique du Sud, en Australie et en Nouvelle-Zélande.

Chelus fimbriatus, la matamata, a une carapace longue de 20 cm, ovalaire et peu convexe. Les plaques cornées vertébrales et costales forment une pyramide peu élevée, le tout étant irrégulier et hérissé de crêtes. Les plaques marginales ont des pointes obtuses. Le cou est aplati, rugueux, et riche en appendices dermiques disposés en séries longitudinales. La tête est plate, triangulaire, couverte de verrues, et pourvue d'un long appendice dermique au-dessus de la région auriculaire. Le museau rappelle une trompe. Les yeux sont minuscules. Les mâchoires sont dépourvues de revêtement corné. Les pattes, courtes, sont palmées et pourvues de nombreuses plaquettes cornées à la face externe. Commune dans les eaux douces de Guyane et du Brésil, la matamata se cache durant le jour; elle sort la nuit et pêche de petits Poissons et des larves d'Amphibiens.

▼ **Chelus fimbriatus,** ***la matamata, est commune dans les eaux douces de Guyane et du Brésil où elle se nourrit de petits Poissons et d'Amphibiens.***



A. Margiocco



Sous-classe des Diapsidés

La sous-classe des Diapsidés *(Diapsida)* est la plus importante et la plus complexe des Reptiles. Les premiers Diapsidés vécurent au Permien. Ils étaient assez petits. C'est au Mésozoïque qu'ils commencèrent à peupler toute la terre. Ils connurent leur apogée entre le Jurassique et le Crétacé. Les plus grands s'éteignirent au Cénozoïque, et les raisons de leur disparition quasi totale demeurent encore un point d'interrogation pour les spécialistes. Le crâne présente, à la partie latéro-postérieure, deux ouvertures temporales, l'une supérieure et l'autre inférieure, séparées par un isthme constitué par un processus formé du postorbitaire et du squamosal. La sous-classe se divise en deux super-ordres : les Archosauriens, qui ont eu leur apogée au Trias et au Crétacé et qui sont parvenus jusqu'à nous avec les crocodiles, et les Lépidosauriens, peu développés dans le passé géologique et qui comprennent presque toutes les espèces actuelles.



A. Margiocco

▲ ***Les Crocodiliens appartiennent au groupe des Archosauriens; ce sont des Reptiles de grande taille vivant dans les eaux chaudes, douces et parfois saumâtres; ici,* Crocodylus niloticus, *le crocodile du Nil.***

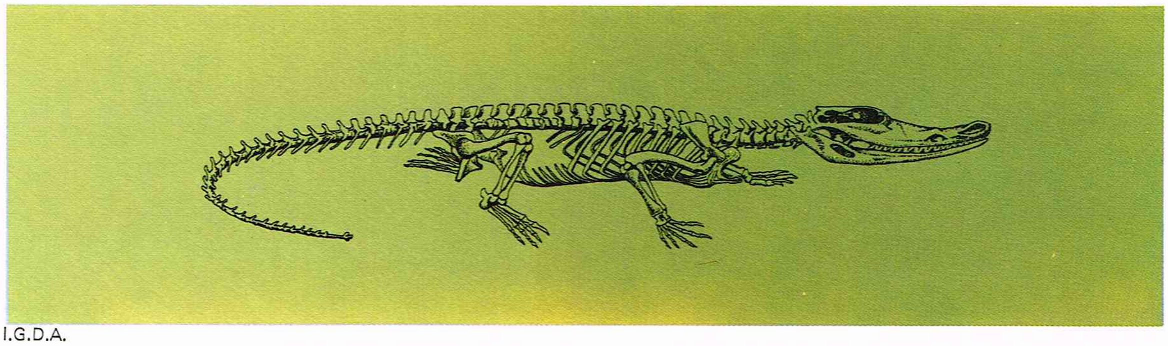
Super-ordre des Archosauriens

Les Archosauriens furent d'abord représentés par des formes de petite taille, puis par des formes géantes, qui peuplèrent toute la terre. Ils étaient carnivores, herbivores, sauteurs, nageurs, coureurs et volants; la peau était nue ou recouverte de formidables cuirasses cornées et osseuses. Ils dominèrent le globe au Jurassique et au Crétacé, avant de disparaître ensuite presque subitement. Il ne reste d'eux qu'une descendance restreinte, constituée par l'ordre des Crocodiliens.

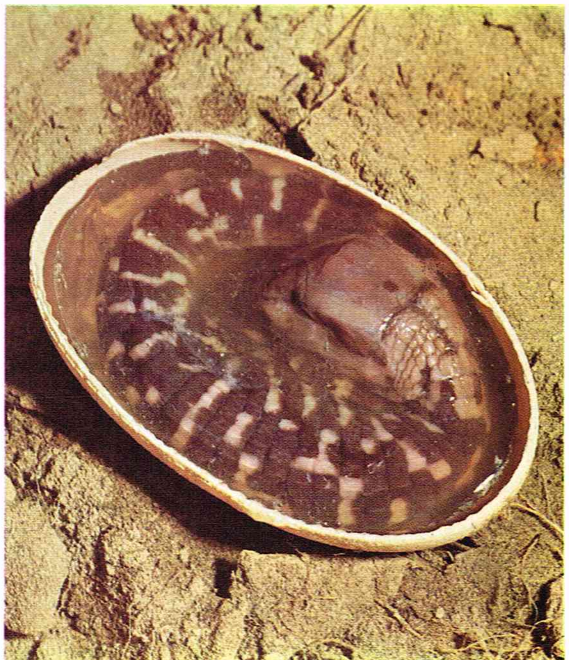
Ordre des Crocodiliens

Les premiers représentants de l'ordre des Crocodiliens *(Crocodylia),* qui vécurent au Trias supérieur ou même peut-être au début du Jurassique, étaient longs au maximum de 1,20 m. Ces Protosauriens différaient des Crocodiliens actuels essentiellement par des membres postérieurs beaucoup plus longs que les membres antérieurs. Au cours des trente-cinq millions d'années que dura la période jurassique, la lignée s'enrichit de nouvelles espèces, de plus en plus semblables morphologiquement aux Crocodiliens actuels.

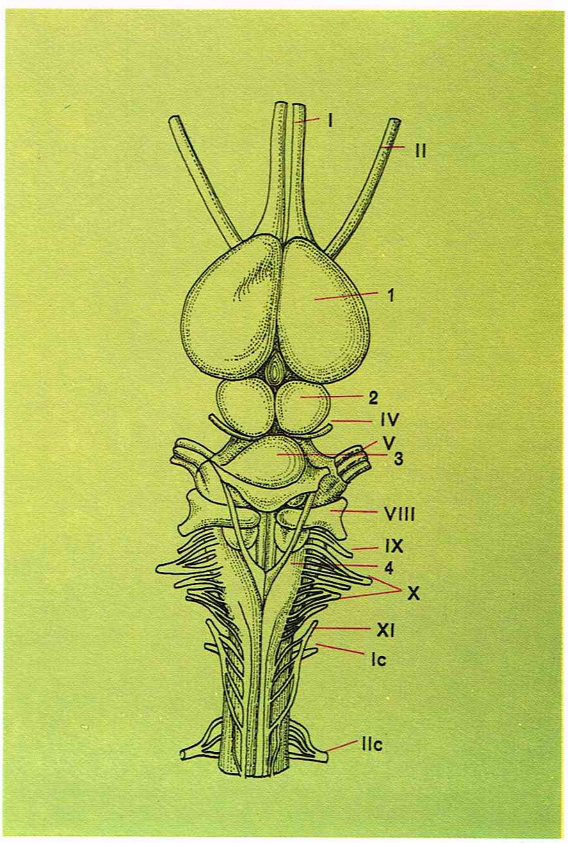
Dans l'ensemble, les Crocodiliens ont la tête déprimée, grande et peu distincte du cou. Leur tronc est large, aplati et porté par des pattes courtes et robustes. Les membres antérieurs sont pourvus de cinq doigts, parfois réunis par une membrane, et les membres postérieurs, plus longs, possèdent quatre doigts, toujours palmés. Les trois doigts internes des mains et des pieds sont armés de griffes. La queue a une formidable musculature : elle sert d'organe de propulsion et de défense. Les narines, à valvules mobiles et en forme de demi-lune, sont très proches et s'ouvrent à l'extrémité supérieure du museau. Les yeux, situés en arrière de la partie supérieure de la tête, sont petits, à pupille verticale et munis de trois paupières. Les orifices auditifs sont protégés par un opercule.



I.G.D.A.



A. Margiocco



I.G.D.A.

▶ ***En haut,*** *squelette de crocodile; ca, côtes abdominales.* ***Au milieu,*** *œuf ouvert d'un alligator* **(Alligator mississippiensis)** *montrant un embryon mature.* ***En bas,*** *schéma de l'encéphale d'un Reptile (caïman) vu de dessus; 1, hémisphères cérébraux; 2, tubercules bijumeaux; 3, cervelet; 4, moelle épinière (bulbe); I à IX, nerfs crâniens; Ic et IIc, premiers nerfs cervicaux.*

Une *peau* très robuste recouvre la tête, le cou, le tronc, les pattes et la queue. Elle est constituée d'une couche cornée, à plaques souvent renforcées par des plaques osseuses sous-jacentes; sur le dos, les plaques, fréquemment proéminentes, forment de longues carènes longitudinales. Le dessous du corps est, par contre, couvert de plaques lisses qui, chez certaines espèces, sont soutenues par des lames osseuses.

Le crâne est plus massif que chez les autres Reptiles, et est formé d'os épais et fortement calcifiés. Le carré est grand et soudé à la boîte crânienne; le condyle occipital est trilobé. Il existe deux temporaux : l'inférieur, toujours présent et le plus développé, et le supérieur, qui manque souvent. Les mâchoires, robustes et non mobiles, sont pourvues de nombreuses dents affilées. La mandibule est massive, comme la mâchoire, et porte de nombreuses dents coniques implantées dans des alvéoles séparés.

La *colonne vertébrale* est constituée par soixante et onze vertèbres, dont douze ou treize dorsales (chacune portant une paire de côtes) et trente-quatre à quarante-deux caudales. La ceinture scapulaire est dépourvue de clavicule. Les côtes abdominales donnent naissance à un parasternum.

La *cavité buccale* peut être séparée de l'œsophage grâce à une valvule spéciale. Les dents se renouvellent. La langue est peu développée et soudée par toute sa surface inférieure au plancher de la bouche. L'œsophage, en se dilatant postérieurement, forme un estomac à deux parties. L'intestin aboutit à un cloaque.

Le *cœur,* entouré d'un péricarde, est divisé en quatre cavités. Les arcs aortiques sont au nombre de deux et communiquent entre eux par le *foramen de Panizza.*

Les *narines,* valvulaires, sont en communication par des conduits indépendants situés dans la cavité buccale. La trachée commence derrière la langue et se divise au niveau du thorax en deux branches, pénétrant dans les poumons. La respiration est due, entre autres, à l'action d'une cloison en partie musculaire qui divise la cavité du tronc en deux régions abdominales.

L'*appareil excréteur* consiste en deux reins lobés, situés contre les vertèbres lombaires, et deux uretères qui aboutissent au cloaque, à côté des canaux sexuels. La vessie urinaire est absente.

L'organe copulateur mâle est simple et relié à quatre glandes.

Le *système nerveux* est semblable à celui des Sauriens. Il n'existe pas d'organe de Jacobson, et le sens gustatif est peu développé. Des récepteurs sensoriels situés sur les écailles forment de petites fossettes arrondies.

Les Crocodiliens, qui ont besoin pour vivre d'une température de 32 à 45 °C, habitent uniquement dans la zone tropicale. Crépusculaires et nocturnes, ils se cachent le jour parmi la végétation des rivières ou plongés dans la fange, d'où ils surveillent attentivement les environs. Insatiables prédateurs, ils mangent tout Animal qu'ils peuvent attraper.

A l'époque des amours, les mâles s'affrontent en de furieux combats. La femelle pond jusqu'à une centaine d'œufs de grande taille et munis d'une robuste coquille calcaire, dans des trous qu'elle creuse dans le sable ou bien sous des Végétaux en putréfaction. L'incubation est toujours réalisée par la chaleur ambiante. Les petits, à peine nés, sont souvent les victimes de nombreux Animaux. La croissance, rapide au cours des cinq premières années, continue jusqu'à la mort. En captivité, les Crocodiliens vivent tout au plus 80 ans.

Selon H. Wermuth, l'ordre des Crocodiliens se divise en trois familles :

Les **Crocodilidés** *(Crocodylidae)* ont un museau à peu près triangulaire et plus ou moins long. La quatrième dent mandibulaire est toujours visible extérieurement, même lorsque la bouche est fermée. Les écussons nucaux sont nettement séparés des dorsaux. Les membres postérieurs sont pourvus d'une crête d'écailles fortement carénée.

La famille comprend trois genres : *Crocodylus*, avec onze espèces, réparties en Afrique, en Asie, en Australie et en Amérique, *Osteolaemus* d'Afrique, avec une seule espèce, et *Tomistoma* d'Asie, qui renferme aussi une seule espèce.

Crocodylus niloticus, le crocodile du Nil, a les intermaxillaires pourvus de renfoncements latéraux où se loge la quatrième dent mandibulaire; la cinquième dent maxillaire est toujours plus longue que les autres. Cette espèce ne dépasse pas 4 m de long, en moyenne, et atteint rarement 7 m.

Actuellement, le crocodile du Nil a disparu de la partie septentrionale de ce fleuve, mais il habite encore les rivières des zones tropicales et subtropicales d'Afrique, de Madagascar, des Comores, des Seychelles et, peut-être, de Palestine. On l'aurait récemment observé en plein milieu du Sahara, dans le Hoggar. Il vit en colonies dans la végétation des bords des marais et des lacs, spécialement dans les endroits où émergent des bancs de sable ou de vase. Le soir, il se met à l'eau, laisse son museau affleurer et se rend là où se rassemblent les Oiseaux aquatiques; il mange aussi des Mammifères, ainsi que des Poissons et toutes sortes de charognes. Il n'hésite pas, à l'occasion, à assaillir le gros bétail et peut même s'attaquer à l'homme. Il entraîne sa proie sous l'eau.

Pendant la saison sèche, ce crocodile se nourrit de Poissons emprisonnés dans les flaques et dans les mares d'eau stagnantes; lorsqu'il a épuisé cette source de nourriture, il émigre ou s'enfouit dans des galeries, pouvant atteindre 12 m de long, qu'il creuse dans la boue; il reste là en léthargie jusqu'au retour de la saison des pluies.

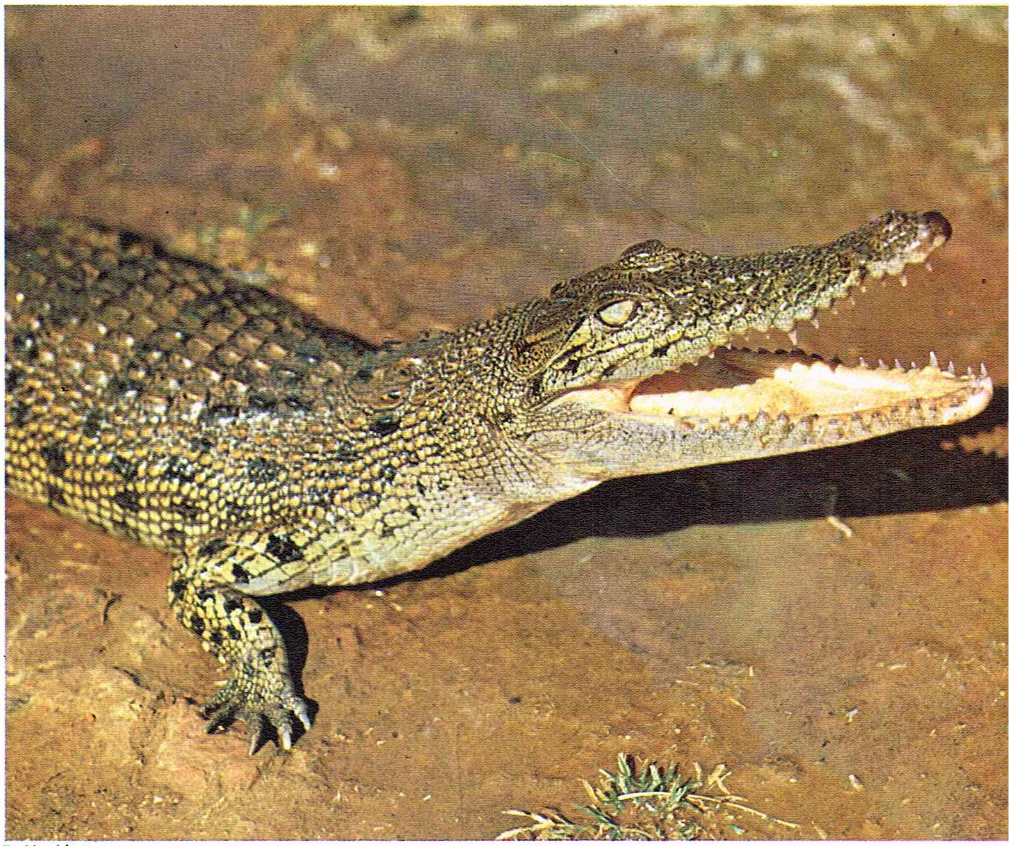
Malgré la diversité des milieux qu'il habite, le crocodile du Nil s'accouple à des époques qui ne varient guère. Durant ces périodes, le mâle fait entendre des sortes de mugissements et devient encore plus irritable; les glandes placées de chaque côté du cloaque produisent une sécrétion musquée. L'accouplement a lieu durant la nuit, sur des bancs de sable ou sur les rives. La femelle pond dans des trous qu'elle creuse dans le sable et qu'elle recouvre ensuite à coups de queue. C'est un mois et demi plus tard que sortent les petits, longs de 20 à 25 cm, très vifs, qui vont immédiatement à l'eau. Avant d'y parvenir, beaucoup sont assaillis par une foule de prédateurs, il leur arrive aussi d'être mangés par les adultes de la même espèce. L'espèce a une longévité moyenne de 25 ans.

C. palustris, le crocodile des marais, peut atteindre 5 m de long; il en existe diverses races, en Inde, à Ceylan, en Birmanie, dans la péninsule de Malacca, et dans l'archipel de la Sonde; il vit dans les mêmes milieux que le crocodile du Nil et ses mœurs sont également assez semblables. C'est le crocodile le plus féroce.

C. acutus, le crocodile américain, est facilement reconnaissable grâce à son museau long et fortement élevé dans la région médiane. Il ne dépasse pas, en moyenne, 3,50 m de long, mais peut atteindre parfois 5 m. Il habite le sud de la Floride, l'Amérique centrale, les Grandes Antilles et la région septentrionale de l'Amérique du Sud. Il a une prédilection pour les eaux douces; on le trouve très rarement dans les eaux saumâtres et en mer, mais toujours près des côtes.

C. moreletii, le crocodile de Morelet, et *C. intermedius* sont assez proches du précédent. Le premier dépasse rarement 2,50 m; il habite les eaux douces du Honduras et du Guatemala. Le second, qui atteint facilement 5 m, est confiné au bassin de l'Orénoque.

C. porosus, le crocodile marin, a les doigts des mains palmés à la base et ceux des pieds entièrement palmés. Cette espèce ne dépasse pas, en moyenne, 7 m; cependant, on a capturé des spécimens qui mesuraient 10 m : c'est donc le plus grand crocodile existant. Il habite les côtes orientales de l'Inde et de Ceylan, les rivages de la Birmanie et de la Chine méridionale, et s'étend au nord de l'Australie et aux îles Fidji et Salomon. Il vit



E. Hosking

▲ **Crocodylus palustris**, ***le crocodile des marais, dont il existe diverses races, est le plus féroce des crocodiles.***

▼ **Tomistoma schlegelii**, ***caractérisé par un museau très long, est commun dans la péninsule malaise, ainsi que dans les îles de Bornéo et de Sumatra.***



Van Kooles - Jacana

▼ ***Les Alligatoridés nagent et chassent à fleur d'eau; ils se nourrissent plus particulièrement de Poissons.***

dans les estuaires des grands fleuves, s'éloignant parfois en mer à une certaine distance du littoral. Il se nourrit principalement de Poissons et de Crustacés.

C. cataphractus, le faux gavial, peut atteindre 4 m de long; il habite toute l'Afrique occidentale, sur les rives des cours d'eau couverts d'une végétation dense, et aussi dans les cavernes dont l'ouverture est proche de l'eau. Chasseur nocturne, il se nourrit de Mammifères et d'Oiseaux de taille moyenne, ainsi que de Poissons et de varans.

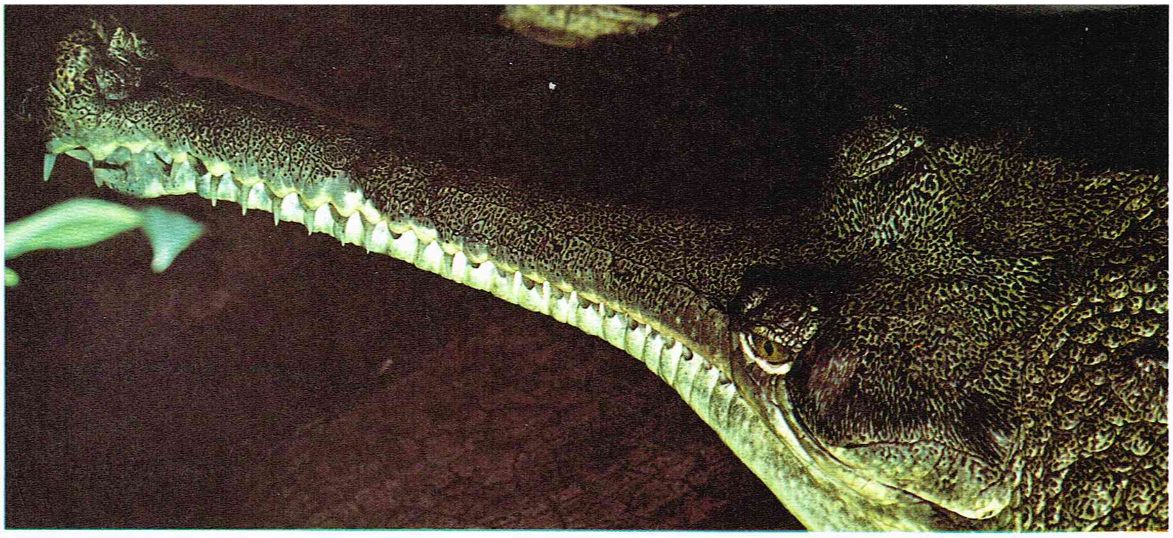
C. johnsoni est semblable à l'espèce précédente, mais ne mesure que 2,50 m au maximum. Il est confiné à la partie septentrionale du continent australien. Les trois dernières espèces sont : *C. novaeguineae, C. siamensis,* qui peuvent atteindre 3,50 m de long, à museau aplati, et qui habitent les eaux intérieures de Thaïlande, d'Indochine, du Cambodge, de Java et du nord de la péninsule malaise, et enfin, *C. rhombiferus,* long de 5 m et endémique dans l'île de Pines et à Cuba.

Tomistoma schlegelii, semblable au faux gavial, en diffère cependant par un museau très long. Il atteint 5 m et se nourrit uniquement de Poissons. Commun dans la péninsule malaise, ainsi que dans les grandes îles de Bornéo et de Sumatra, il vit uniquement dans les eaux intérieures.

Les **Alligatoridés** *(Alligatoridae)* ont le museau très large, légèrement aplati, et arrondi à l'extrémité. La quatrième dent mandibulaire se trouve dans un alvéole

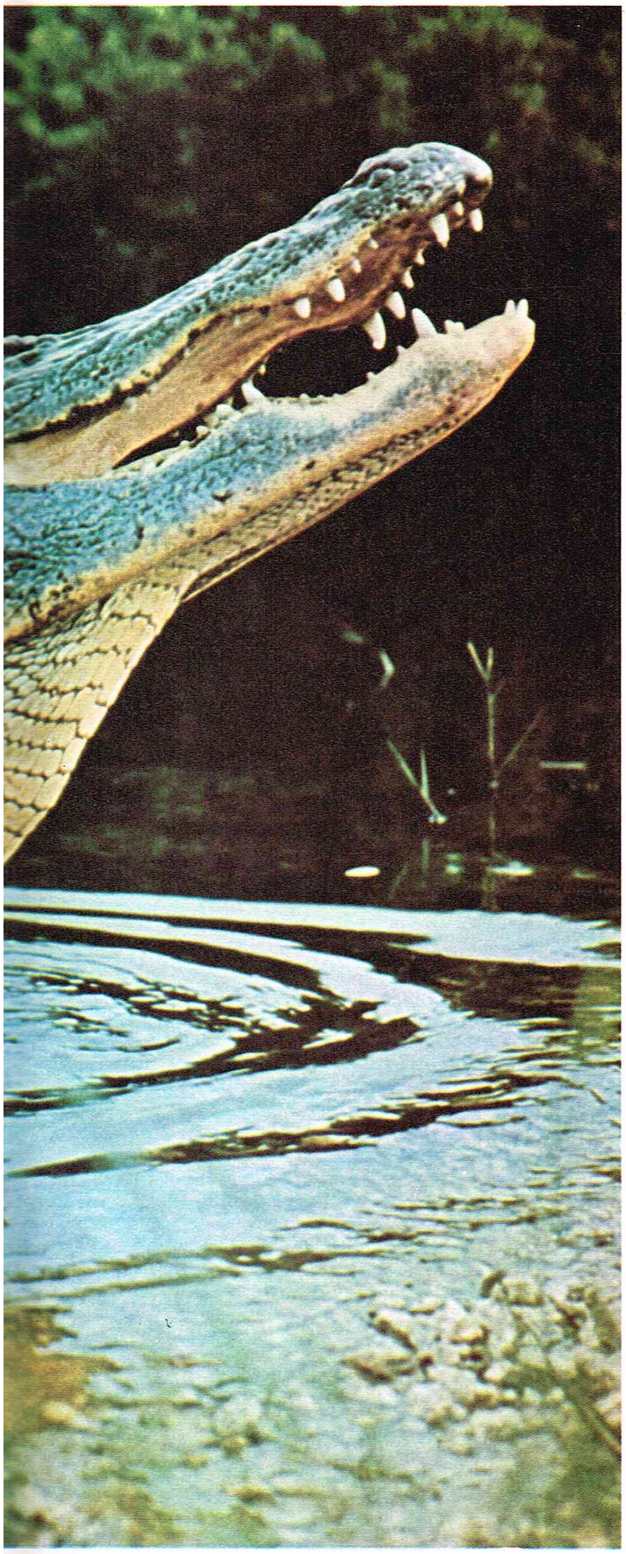


P. A. Milwaukee - Jacana



Van Kooles - Jacana

◀ ***Le gavial du Gange a un museau très long et très fin; malgré son air menaçant, il est inoffensif et se nourrit uniquement de Poissons.***



de la mâchoire et n'est pas visible lorsque la bouche est fermée. La quatrième dent maxillaire est toujours plus longue que les autres. Les écussons nucaux sont séparés des dorsaux. Des plaques osseuses de différentes tailles se trouvent aussi sur le ventre. Les pattes postérieures ne possèdent pas de crête carénée. La famille compte quatre genres et sept espèces.

Alligator mississippiensis, l'alligator du Mississippi, a un museau très déprimé, aussi long que large. Les doigts des mains sont palmés jusqu'à mi-longueur, et ceux des pieds jusqu'aux deux tiers. Cette espèce mesure au maximum 4,50 m. On la rencontre dans les eaux intérieures du sud-est des États-Unis. Elle passe le jour cachée dans la végétation riveraine, sur les bancs de sable. Au crépuscule, nageant à fleur d'eau, elle chasse toutes sortes d'Animaux, plus particulièrement des Poissons. Au printemps, la femelle fécondée rejoint les rives et prépare à l'abri de la végétation un nid qui peut atteindre une hauteur de 90 cm et un diamètre de 1,50 à 2 m. Les œufs sont déposés dans une cavité creusée au centre du nid, puis recouverts d'herbes. L'incubation s'effectue grâce à la chaleur produite par la décomposition des Végétaux amassés et dure deux mois; durant cette période, la mère ne s'éloigne pas du nid, qu'elle détruit quand les nouveau-nés sont sortis. A la naissance, les jeunes mesurent 25 cm et se nourrissent principalement d'Insectes aquatiques et de Crustacés. *A. sinensis,* de mœurs analogues, habite le bassin du Yang-Tsé.

L'unique espèce du genre *Melanosuchus* est *M. niger,* le caïman noir, qui atteint une longueur de 4,50 m. Il vit dans le bassin de l'Amazone. Son mode de vie est semblable à celui de l'alligator du Mississippi.

Caiman latirostris, le jacaré, qui atteint 2,50 m de long, habite l'Amérique du Sud, entre le bassin de l'Amazone et celui du Rio de La Plata. Il vit dans les mêmes milieux que les alligators.

Caiman crocodylus, le caïman à lunettes, se rencontre également dans le nord et dans la partie centrale de l'Amérique. Il diffère du jacaré par une tête plus longue que large, par un relief plus accusé entre les orbites, et par des plaques osseuses dermiques sur toutes les plaques ventrales.

Paleosuchus à le museau long, non aplati. Les deux seules espèces existantes, *P. palpebrosus* et *P. trigonatus,* habitent dans la zone tropicale de l'Amérique du Sud, à l'est des Andes, respectivement jusqu'à 27° et 10° de latitude sud. Ils ne dépassent pas 1,20 m de long.

Les **Gavialidés** *(Gavialidae)* ont un museau très long et très fin, avec les bords presque parallèles, et se dilatant à l'extrémité en une sorte de disque. Les dents antérieures sont plus grandes que les latérales; les première, deuxième et troisième dents mandibulaires sont appuyées, lorsque la bouche est fermée, dans des cannelures des bords de la mâchoire. Les écussons nucaux sont réunis aux dorsaux, et la partie ventrale ne présente pas de plaques osseuses dermiques. Les pattes portent une crête constituée de plaques carénées.

Gavialis gangeticus, le gavial du Gange, seule espèce de la famille, ne dépasse pas 6 m de long. Il habite le long des grands fleuves du nord de l'Inde. Inféodé à l'élément liquide plus que tout autre Crocodilien, il habite de préférence les zones où l'eau est profonde, limpide et courante. C'est seulement après les amours que la femelle se rend sur la rive pour pondre dans des trous creusés dans le sable. Elle recouvre ensuite les œufs avec du sable et des arbustes puis les abandonne. Timide et inoffensif, le gavial se nourrit uniquement de Poissons.



R. Mertens

▲ *L'hatteria,* **Sphenodon punctatus,** *Lépidosaurien Rhynchocéphale, aurait une longévité supérieure à 100 ans.*

Super-ordre des Lépidosauriens

Les Lépidosauriens *(Lepidosauria)*, ou « Sauriens à écailles », sont apparus à la fin du Permien et au début du Trias et ont laissé peu de fossiles. C'est seulement au Cénozoïque, après la disparition des dinosaures, qu'ils se sont répandus dans le monde entier; ils représentent aujourd'hui la grande majorité des Reptiles. Ce super-ordre a été divisé en trois ordres : les Éosuchiens, entièrement éteints, qui ne seront pas étudiés ici, les Rhynchocéphales et les Squamates.

Ordre des Rhynchocéphales

Les Rhynchocéphales *(Rhynchocephalia)*, qui sont apparus au début du Mésozoïque, possédaient un prémaxillaire en forme de bec, deux fosses temporales séparées par l'isthme postorbitaire squamosal, et un palais complet. Le carré était soudé à la boîte crânienne. Entre les deux os pariétaux se trouvait le foramen pinéal. Les vertèbres étaient amphicœliques. Ces caractères les rapprochent des Éosuchiens. Au Trias, ils se répandirent sur la surface terrestre; au Jurassique, ils furent représentés en Europe par le genre *Homeosaurus*. L'absence de ces Reptiles dans les couches du Crétacé et du Cénozoïque conduisit les paléontologues à penser qu'ils avaient disparu. Au siècle dernier, on importa de Nouvelle-Zélande (terre sans Mammifères ni serpents) des sortes de lézards qui présentaient les mêmes caractères que les *Homeosaurus*.

Sphenodon punctatus fut décrit en 1831 par J.-E. Gray, sous le nom d'*Hatteria punctata,* et inclus dans la famille des Agamidés. En 1867, A. Günther créa pour cet Animal un ordre nouveau, celui des Rhynchocéphales.

Le sphénodon, long d'environ 60 cm, a un tronc trapu, comprimé latéralement et porté par des membres robustes. Les mains et les pieds sont pentadactyles et munis de griffes; les doigts sont réunis à leur base par une membrane. Une crête de tubercules bas et épineux part de la région occipitale. Interrompue sur le cou, cette crête va jusqu'à la pointe de la queue. La tête et tout le dos sont revêtus de granules; la partie inférieure est couverte de petites plaques en rangées transversales. Les dents sont cunéiformes et fortement enfoncées sur les bords des mâchoires, comme chez les Agamidés. Les yeux sont grands, foncés et pourvus d'une membrane nictitante, comme chez les Oiseaux. Enfin, le sphénodon possède un œil pinéal. Ce troisième œil se trouve au sommet de la tête, à l'endroit du foramen pariétal, sous l'écaille du même nom, qui est translucide et bien visible chez les jeunes, et épaisse et opaque chez les adultes. Le rôle de cet organe est très discuté. Pour certains auteurs, il s'agirait d'un véritable œil; pour d'autres, il n'exercerait plus aucune fonction. Chez les adultes, il n'y a pas de liaison entre sa rétine et le cerveau; la lumière ne passe pas à travers l'écaille du foramen pariétal.

Dans les îles de la Nouvelle-Zélande, ce véritable fossile vivant a failli disparaître, victime de prédateurs importés tels que les porcs, les chats, etc. En 1949, les autorités locales ont dû ordonner de tuer ces Mammifères, pour protéger les sphénodons.

Les sphénodons se cachent dans les galeries creusées par des Oiseaux de l'espèce *Puffinus carneipes*. Ils sortent la nuit à la recherche d'Insectes et de matières végétales. Lorsqu'ils sont en pleine activité, leur température interne ne dépasse pas 13 °C et atteint en moyenne 11 °C; le métabolisme est donc très bas, et même inférieur à celui des tortues et des Sauriens.

Les mœurs nuptiales du sphénodon sont inconnues. Il semble que la maturité sexuelle ne soit pas atteinte avant l'âge de 20 ans. Les mâles sont dépourvus d'organe copulateur. Le sphénodon aurait une longévité extraordinaire : il vivrait plus de 100 ans.

Ordre des Squamates

L'ordre des Squamates *(Squamata)*, le plus vaste des quatre ordres actuels de Reptiles, comprend des espèces qui possèdent en général quatre membres pentadactyles; ces membres peuvent régresser ou disparaître, de même que les ceintures. Le corps est couvert d'écailles cornées, de forme et de taille diverses. Le carré est mobile et plus ou moins grand. L'orifice cloacal est transversal. Le pénis des mâles est bifide et érectile.



A. R. Devez - Jacana

▲ *Les Varanidés, ici* **Varanus niloticus,** *comprennent les plus grands Sauriens actuellement vivants; la famille compte des espèces terrestres, aquatiques et arboricoles.*

Sous-ordre des Sauriens

Les Sauriens *(Sauria)* actuels dérivent de trois lignées : les Platynotes, les plus anciens, nombreux au Jurassique, les Iguanes et les Scincomorphes, apparus au Crétacé et à l'Éocène.

Les Sauriens ont généralement la tête et le tronc plus ou moins allongés. La queue est assez longue. Ils possèdent quatre pattes pentadactyles et armées de griffes. Toutes ces parties subissent d'importantes modifications selon les différentes familles. La longueur varie de quelques centimètres à 3,60 m (varan de Komodo).

Le corps est revêtu d'une couche cornée assez épaisse, qui forme sur la tête des plaques régulières, et sur le tronc, les membres et la queue des granulations et des plaques de taille et d'aspect très divers.

La couche cornée, du fait de son usure, et de la croissance de l'Animal, est périodiquement renouvelée, parfois plusieurs fois par an. La mue est abandonnée ou dévorée par son propriétaire. Le crâne est pourvu d'une seule fosse temporale. Le carré est mobile. Les deux branches de la mandibule sont unies à l'extrémité antérieure. Le crâne est relativement mobile; il est articulé par un seul condyle à la colonne vertébrale, constituée de seize à soixante-dix vertèbres, dont les deux premières, l'atlas et l'axis, ont une constitution différente de celle des autres. Les vertèbres caudales sont très allongées. Les Lacertidés et les Geckonidés peuvent perdre leur queue, la rupture s'effectuant non à l'articulation entre deux vertèbres, mais à mi-longueur de l'une d'entre elles.

Les ceintures scapulaire et pelvienne existent ou sont rudimentaires. Le squelette des pattes est semblable à celui des autres Tétrapodes, excepté la réduction ou la disparition de certains éléments.

Les yeux peuvent être assez grands (Geckonidés) ou très réduits (Amphisbénidés). La pupille est ronde (Lacertidés) ou ovale avec le grand axe situé horizontalement ou verticalement (Geckonidés).

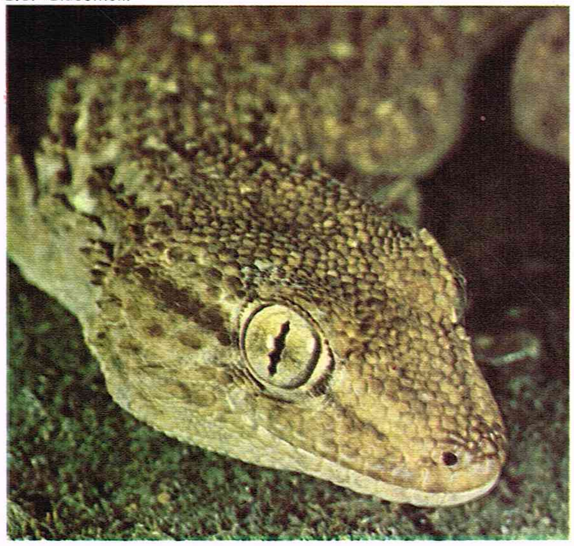
Les yeux sont protégés par deux paupières mobiles et plus ou moins réduites. L'inférieure est fréquemment couverte d'écailles cornées, opaques, avec, au centre, une ou plusieurs écailles fines et transparentes permettant à l'Animal de percevoir la lumière même les yeux fermés. La membrane nictitante, ou troisième paupière, est généralement présente, bien que peu développée.

L'oreille s'ouvre à la partie latéro-postérieure de la tête par un orifice de taille et de forme variables, à demi caché parfois par un repli cutané ou par de petites touffes d'écailles épineuses. Chez les Amphisbénidés et les Anguidés, le tympan est absent. La columelle est l'unique osselet de l'organe auditif.

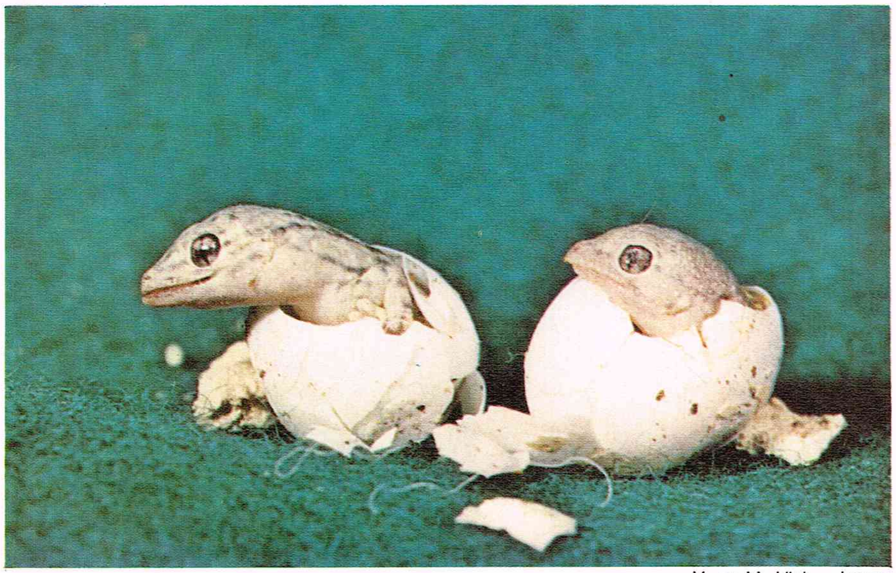
L'appareil olfactif commence par les deux narines, situées à l'extrémité du museau, suivies par l'atrium et la cavité olfactive. En liaison avec cet appareil, on trouve l'organe de Jacobson, situé en avant des choanes.

Le sens du goût est peu développé. Les organes tactiles se trouvent partout sur le corps et sur la langue. Des organes sensoriels généraux existent aussi sur les écailles.

G.S. Giacomelli



◀ *Tête de* **Tarentola mauritanica,** *espèce largement répandue dans tous les pays méditerranéens et aux îles Canaries.*



Y. et M. Vial - Jacana

▲ *Éclosion de* **Tarentola mauritanica**; *pour sortir de l'œuf, les petits se servent de la « dent de l'œuf » placée à l'extrémité du museau.*

Les seuls Sauriens émettant des sons proprement dits sont les Geckonidés, l'agame de Robecchi, et l'*Hemitheconyx;* les autres sifflent plus ou moins fortement ou sont muets.

Les dents, situées sur les mâchoires et parfois sur le palais, sont implantées sur la crête des os (acrodontes : caméléons et Agamidés) ou sur le bord interne des os (pleurodontes : la plupart des Sauriens) ; leurs formes et leurs dimensions varient beaucoup.

La respiration est réalisée au moyen de poumons. Chez les Amphisbénidés, le poumon gauche est plus développé, alors qu'on observe le contraire chez d'autres Sauriens apodes. Les poumons des caméléons sont pourvus d'appendices qui peuvent être remplis d'air. L'appareil respiratoire communique avec la bouche par une mince fente verticale ouverte dans le larynx, et atteignant parfois le plancher buccal.

L'appareil urinaire est constitué par deux reins assez longs et souvent lobés, d'où partent deux uretères qui aboutissent au cloaque.

Les femelles pondent des œufs peu nombreux et couverts d'une coquille parcheminée ou d'une enveloppe délicate. La durée de l'incubation, qui se fait grâce à la chaleur ambiante, varie beaucoup. Pour sortir de l'œuf, les petits se servent de la dent de l'œuf placée à l'extrémité du museau, et qui tombe peu après la naissance.

L'organe copulateur est bifide ; il est logé dans deux cavités situées sur les côtés du cloaque.

Les mâles ont généralement des couleurs plus vives que celles des femelles, une tête plus trapue ; en outre, ils possèdent des pores fémoraux sur la partie inférieure des cuisses. A l'époque des amours, ils sécrètent une substance stimulante pâteuse, blanchâtre ou jaunâtre.

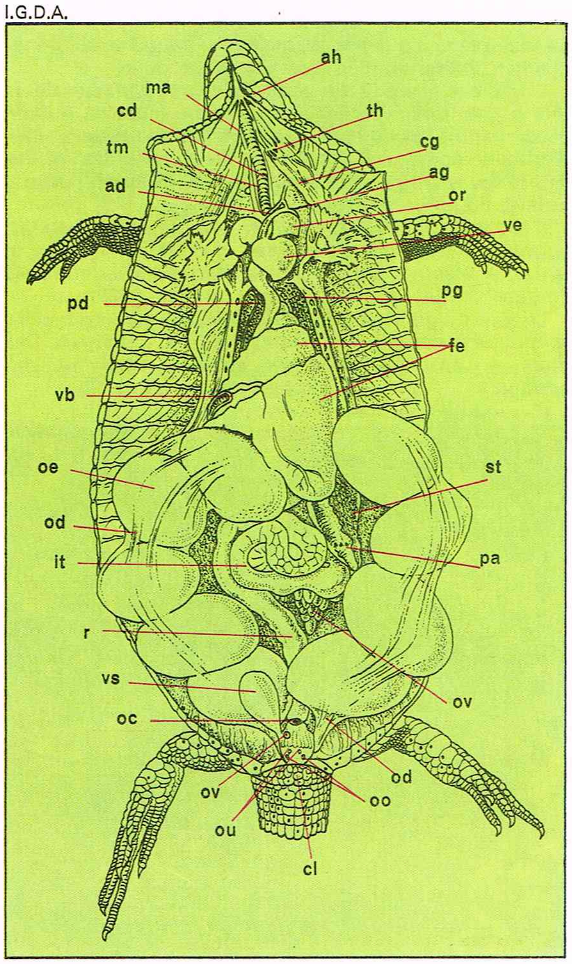
Du point de vue de leur alimentation, on peut diviser les Sauriens en prédateurs phytophages et omnivores.

Les Sauriens sont diurnes ou nocturnes ; ils vivent sur les arbres, sur le sol, ou, dans les zones chaudes, tempérées ou relativement froides, à l'intérieur de cavités souterraines. Certains ont absolument besoin d'eau, alors que d'autres s'en procurent facilement par voie endogène. Toutes les espèces sont actives entre 10 °C et 40 °C ; celles qui vivent dans les pays tempérés le sont toute l'année ; celles des régions les plus chaudes et les plus froides estivent ou hibernent quand la température dépasse la limite maximale ou minimale qu'ils peuvent supporter.

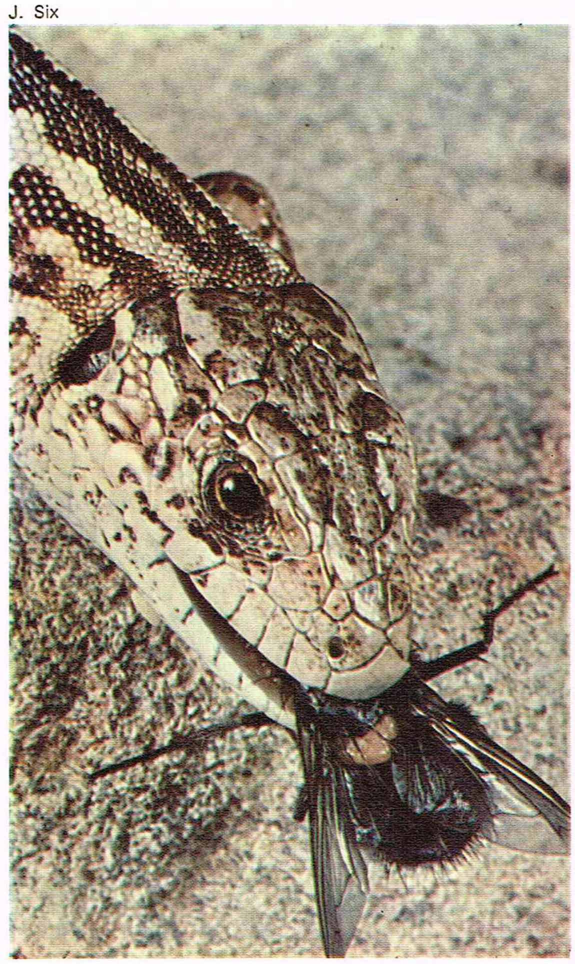
Du point de vue économique, les Sauriens sont assez utiles, car ils détruisent de nombreux Insectes nuisibles et tuent les serpents venimeux. Ils sont comestibles (Varanidés, Iguanidés, Agamidés), et leur peau est l'objet d'un commerce florissant.

Les Sauriens ne vivent pas plus de 50 ans, aussi bien dans la nature qu'en captivité. Ils sont surtout répandus entre les tropiques du Cancer et du Capricorne mais on en trouve jusqu'au nord du cercle polaire arctique

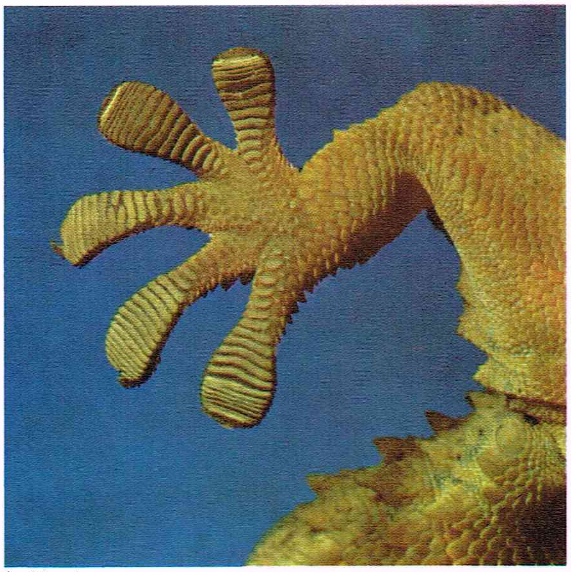
I.G.D.A.



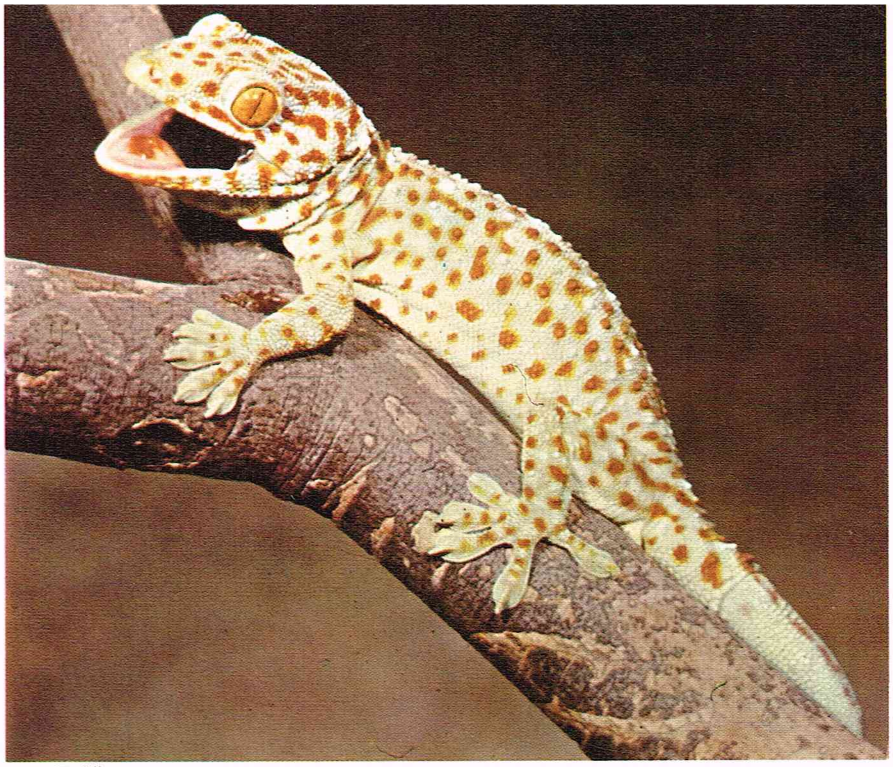
J. Six



▶ *A gauche, anatomie interne d'un lézard* **(Lacerta agilis)** *femelle : ah, appareil hyoïde; th, thyroïde; cg, carotide gauche; ag, aorte gauche; or, oreillette; ve, ventricule; pg, poumon gauche; fe, foie; st, estomac; pa, pancréas; ov, ovaire; od, oviducte; oo, orifice de l'oviducte; cl, cloaque; ou, orifice de l'uretère; ov, orifice de la vessie; oc, orifice terminal de l'intestin dans le cloaque; vs, vessie; r, rectum; it, intestin grêle; œ, œufs; vb, vésicule biliaire; pd, poumon droit; ad, aorte droite; tm, thymus; cd, carotide droite; ma, mâchoire. A droite, un lézard des souches* **(Lacerta agilis)** *dévorant une mouche; les Sauriens sont utiles, car ils détruisent de nombreux Insectes nuisibles.*



A. Margiocco



J. H. Tashjian

▲ *A gauche, patte postérieure d'un Geckonidé* **(Tarentola mauritanica)** *; on observera les doigts élargis en spatules. A droite, un exemplaire de* **Gecko gecko** *; on notera ici l'orientation verticale de la pupille.*

(*Lacerta vivipara* par exemple) et jusqu'à 50° de latitude sud (certains Iguanidés).

Le sous-ordre comprend une vingtaine de familles et quatre cents genres.

Les **Eublépharidés** *(Eublepharidae)* ont des pattes à doigts presque cylindriques, armés de griffes, et dépourvus inférieurement de lamelles adhésives. La queue est souvent très gonflée en son milieu par une accumulation de graisse.

La famille est représentée par les genres *Coleonyx,* d'Amérique centrale et du sud-ouest des États-Unis, *Holodactylus,* du Somaliland et d'Afrique orientale, *Hemitheconyx,* du Somaliland et d'Afrique occidentale, *Eublepharis,* d'Asie du Sud-Ouest et de certaines îles des côtes orientales, enfin, *Aeluroscalabotes,* endémique de Malaisie, de Sumatra et de Bornéo.

Coleonyx variegatus mesure jusqu'à 14 cm de long. Il se cache pendant le jour dans des trous, sous les pierres ou entre les racines des arbres et des buissons. Il sort au crépuscule par groupes de quatre à six individus. Assez agile et sauteur, il chasse des Insectes, des Arachnides, et d'autres petits Arthropodes. Il est la proie de nombreux serpents. Il reste en léthargie pendant toute la saison froide ou, encore, l'été si la température est particulièrement élevée. Cette espèce habite les déserts des régions du sud-ouest des États-Unis et ressemble à *C. brevis,* qui habite le sud-est du Nouveau Mexique, une partie du Texas, et le nord du Mexique.

Hemitheconyx taylori, qui se rencontre en Somalie, emmagasine dans sa queue une importante quantité de graisse qu'il utilise durant la période chaude.

Les **Sphærodactylidés** *(Sphaerodactylidae)*, limités au Nouveau Monde, dans la zone des tropiques, étaient jadis unis aux Geckonidés. Ils sont caractérisés par la forme particulière des doigts : ces derniers, fins jusqu'à l'extrémité, se dilatent brusquement en un petit disque, sous lequel se trouve une écaille arrondie qui porte d'un côté une griffe fine et pointue.

Sphaerodactylus notatus mesure 55 mm de long. Son dos est couvert d'écailles terminées en pointe, imbriquées et carénées ; sa face ventrale est lisse. Crépusculaire et nocturne, il vit dans les bois, sur des troncs d'arbres, sur les murs et sur les rochers. Il se nourrit de petits Insectes. Cette espèce habite les Bahamas, Cuba et le sud de la Floride.

Les **Geckonidés** *(Geckonidae)* ont le corps plus ou moins déprimé, couvert de petites écailles cornées, juxtaposées, imbriquées, ou de granulations de dimensions semblables mêlées à des plaques. La pupille est verticale ou arrondie. Les yeux ont des paupières rudimentaires. Cette famille, qui renferme cinquante genres répandus dans les régions chaudes et tempérées du monde entier, est surtout présente dans les zones tropicales.

Tarentola mauritanica, la tarentole, a une longueur maximale de 16 cm. Le tronc et la tête sont déprimés et larges. Les pattes sont courtes. Les doigts sont élargis en spatules et pourvus, à la partie inférieure, de lamelles adhésives disposées sur une seule rangée. Cette espèce est largement répandue dans tous les pays méditerranéens et aux îles Canaries.

Hemidactylus turcicus mesure au maximum 16 cm ; son dos est revêtu de granulations fines et de gros tubercules nettement carénés. Ses doigts, plus ou moins aplatis, spatulés, sont pourvus inférieurement de lamelles adhésives différenciées en deux rangées longitudinales : c'est là un caractère propre aux *Hemidactylus.* Il habite toute la région méditerranéenne, l'intérieur de l'Afrique du Nord et de l'Afrique orientale, les îles de la mer Rouge, et l'Asie occidentale. De mœurs presque uniquement nocturnes, il se nourrit d'Insectes.

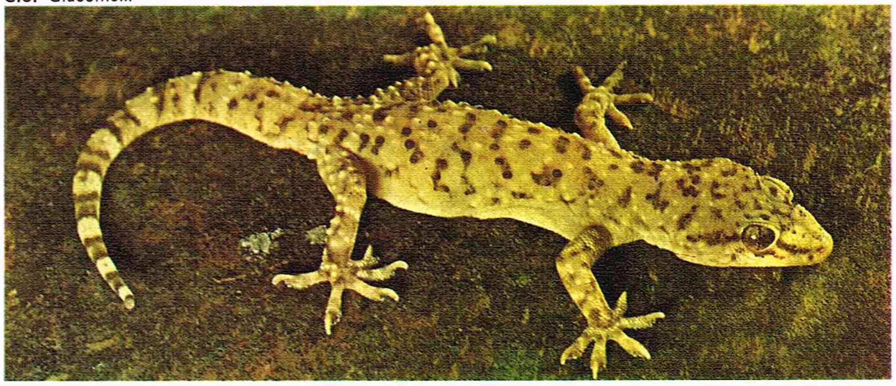
Le genre *Gymnodactylus,* qui comprend d'innombrables espèces, est commun à l'Asie, l'Australie, les îles de l'océan Pacifique, l'Europe et l'Afrique du Nord. Citons *Gymnodactylus kotschy,* qui atteint 8 cm, aux doigts fins, cylindriques ou légèrement comprimés latéralement, et dépourvus de lamelles adhésives.

Phyllodactylus habite l'Asie, l'Australie et l'Amérique tropicale et est représenté en Europe par *P. europaeus* (le plus petit Saurien d'Europe : il mesure 7 cm de longueur), pourvu de doigts fins jusqu'à l'extrémité, où ils se dilatent en une petite expansion en forme de feuille.

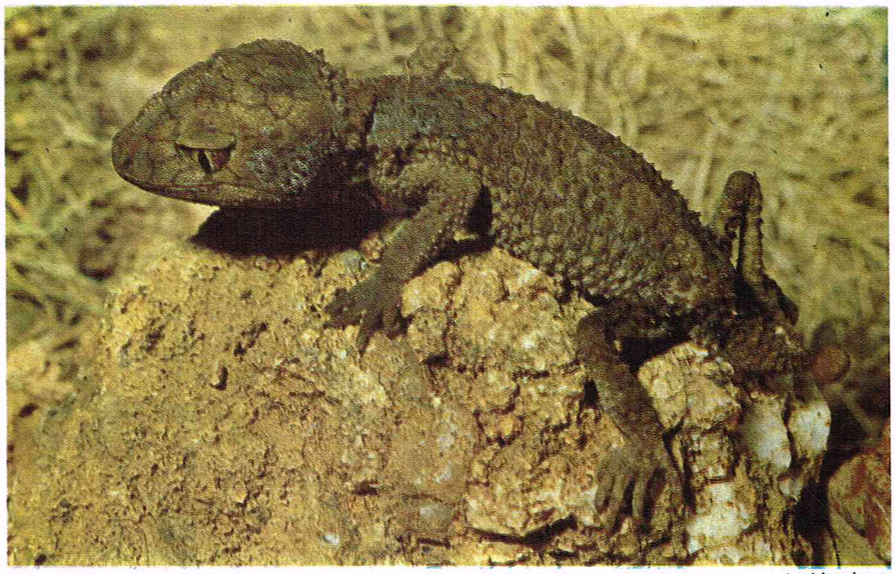
Ptychozoon homalocephalum appartient à un genre très intéressant au point de vue morphologique. On le trouve dans la péninsule de Malacca, à Java, Bornéo, Sumatra et Nicobar. Ce gecko, long de 20 cm, a de larges doigts spatulés, pourvus en dessous d'une seule rangée de lamelles et reliés entre eux par d'amples membranes. Le pouce et le gros orteil sont dépourvus de griffes. La peau forme des dilatations sur la tête, le tronc, les pattes et la queue. Cette dernière est pourvue latéralement d'expansions lamellaires arrondies. Cette espèce vit sur les arbres et accomplit de courts vols, grâce à ses expansions dermiques, pour attraper des Insectes ou éventuellement pour fuir.

Gecko verticillatus habite le nord-est de l'Inde, l'Annam, le Siam, la péninsule malaise et l'archipel Indien.

G.S. Giacomelli



▼ **Hemidactylus turcicus,** *de mœurs nocturnes, se nourrit d'Insectes.*



A. Margiocco

▲ **Nephrurus asper** *appartient à la famille des Geckonidés.*

▼ *A gauche,* **Basiliscus americanus** *(Iguanidés) est l'espèce la mieux connue et la plus grande du genre; elle vit du Panama au Costa Rica. A droite,* **Basiliscus plumbifrons**; *les diverses espèces du genre vivent presque toujours sur les arbres bordant des cours d'eau.*

C'est le géant de la famille, avec une longueur maximale de 35 cm. Ce genre est caractérisé par des doigts fortement dilatés, pourvus d'une seule rangée de lamelles adhésives, et armés (sauf le pouce et le gros orteil) de courtes griffes courbes. Ce gecko vit en colonies de plusieurs individus et chasse toutes sortes d'Insectes, des geckos de petite taille, des Oiseaux au nid, et des micromammifères. Il émet un cri que l'on entend jusqu'à 10 m de distance.

Ptyodactylus hasselquisti a des doigts fins sur les deux tiers de leur longueur, puis largement dilatés. L'extrémité des doigts possède un appendice à deux lobes, pourvu de lamelles adhésives lui permettant de marcher sur n'importe quelle paroi. On rencontre cette espèce dans les régions désertiques et subdésertiques.

Stenodactylus stenodactylus est répandu en Asie et en Afrique, jusqu'à 3° de latitude nord, où il est limité aux zones désertiques. Les doigts des pattes, non dilatés, sont pourvus de petites griffes courbes, aiguës et couvertes de petites écailles pointues. Cette espèce, qui atteint 9 cm, vit sous les buissons, à la lisière des zones sablonneuses, et chasse, la nuit, des Coléoptères, des Lépidoptères, des Diptères et des larves.

Uroplatus fimbriatus est endémique à Madagascar. Il atteint 30 cm environ. Ses pattes sont longues et fines avec des doigts unis à la base par une membrane, fins à la partie proximale et fortement dilatés à l'extrémité distale, en forme de feuille et pourvus de deux rangées de lamelles adhésives; chaque rangée est armée d'une petite griffe, courbe et pointue. La queue, déprimée comme le tronc, porte sur les côtés, de la base à la pointe, une expansion membraneuse. Un repli de la peau, dentelé, borde les côtés de la partie inférieure du museau et du cou, et se continue sur les membres antérieurs, les flancs et les pattes postérieures. Arboricole et nocturne, ce gecko chasse les Insectes à l'affût; il se confond avec l'écorce des arbres.

Les **Pygopodidés** *(Pygopodidae)* ont le tronc et la queue fins et très allongés. Les pattes antérieures sont absentes et les postérieures constituées par deux appendices aplatis, brefs et arrondis à l'extrémité, placés des deux côtés du cloaque. La tête est petite, peu distincte du tronc, et couverte de plaques régulières. Les yeux sont très petits. Tout le dos est couvert de petites écailles imbriquées. Les Pygopodidés vivent en Australie, en Tasmanie et en Nouvelle-Guinée. *Pygopus lepidopus* ne dépasse pas 60 cm et *Lialis burtonii* 50 cm.

Les **Dibamidés** *(Dibamidae)* présentent un aspect anguilliforme et une queue courte et obtuse. Les yeux sont recouverts par des plaques. Le corps est recouvert de petites écailles, arrondies au bord postérieur et imbriquées. La femelle ne possède pas de pattes; les mâles présentent, de chaque côté du cloaque, deux petits appendices plats et arrondis à l'extrémité.

Les quelques espèces existantes appartiennent au genre *Dibamus*, qui habite les îles Nicobar et de la Sonde, les Célèbes, les Moluques et la Nouvelle-Guinée.

Les **Anélytropsidés** *(Anelytropsidae)* sont des Sauriens apodes, à corps recouvert par des écailles renforcées par des plaquettes osseuses d'origine dermique. Les yeux sont couverts d'écailles. *Anelytropsis papillosus*, unique espèce du genre, vit dans le centre du Mexique.

Les **Xantusiidés** *(Xantusiidae)* ont la tête couverte de larges plaques, le dos de petites granulations uniformes ou de petits tubercules et le ventre de plaques disposées en rangées régulières. Les yeux n'ont pas de paupières. Ces reptiles sont ovovivipares, et mesurent au maximum 17 cm. Le genre *Xantusia* est confiné aux régions arides

A. Margiocco



J. H. Tashjian



des États-Unis. Le genre *Gaigeia* habite le sud du Mexique, sur les hautes montagnes, dans les zones à Conifères. Le genre *Lepidophyma* vit dans les plaines tropicales humides. Enfin, *Cricosaura tipica*, endémique à Cuba, a été observé seulement dans les endroits à roches calcaires. De mœurs crépusculaires et nocturnes, les Xantusiidés se nourrissent principalement d'Insectes.

Les **Iguanidés** *(Iguanidae)* possèdent quatre pattes bien développées, dont chacune est pourvue de cinq doigts. Ils sont pleurodontes. Ces Sauriens, très divers, habitent le continent américain ; c'est seulement dans les îles Fidji qu'ils cohabitent avec les Agamidés.

Le genre *Anolis,* avec ses trois cents espèces, vit dans les forêts chaudes de l'Amérique du Sud et centrale, aux Antilles et dans le sud-est des États-Unis. Ses représentants ont les doigts de toutes les pattes dilatés, aplatis au niveau de la dernière phalange et couverts à la partie inférieure par une rangée de lamelles transversales.

Anolis carolinensis, qui mesure au maximum 18 cm, a une tête allongée et un tronc légèrement comprimé sur les côtés et porté par des pattes fines, assez longues (surtout les postérieures). Les doigts sont également longs. Tout le corps est couvert de granulations juxtaposées. Dans la région gulaire, le mâle possède un repli longitudinal cutané, dont l'Animal peut augmenter à volonté la surface. La livrée de cette espèce peut changer rapidement selon la température. Elle habite de la Caroline du Nord à la Floride, et, vers l'ouest, jusqu'au Rio Grande.

Les *Anolis,* agiles, diurnes et arboricoles, aimant la chaleur, se nourrissent de petits Insectes et de larves.

Corythophanes cristatus habite les forêts du Guatemala, du Costa Rica et du Honduras, où il mène une vie uniquement diurne. Le corps est fortement déprimé et haut. Il possède des pattes fines, élancées, et une queue très longue. La tête porte une très haute crête osseuse, qui s'étend vers l'arrière, formant une sorte de casque très étroit qui se continue par un repli nucal. La gorge a une poche pendante, haute et étroite. Une autre petite crête se trouve le long de la ligne vertébrale. La longueur maximale de ce Reptile est de 34 cm. Paresseux, il ne se déplace même pas quand il est dérangé, mais il peut parfois réagir avec rapidité et fuir en sautant de branche en branche. Sur le sol, il court en se servant seulement des pattes postérieures. Pour se défendre, il dilate le sac gulaire : ainsi, il ne peut être saisi par l'ennemi. Il se nourrit d'Insectes.

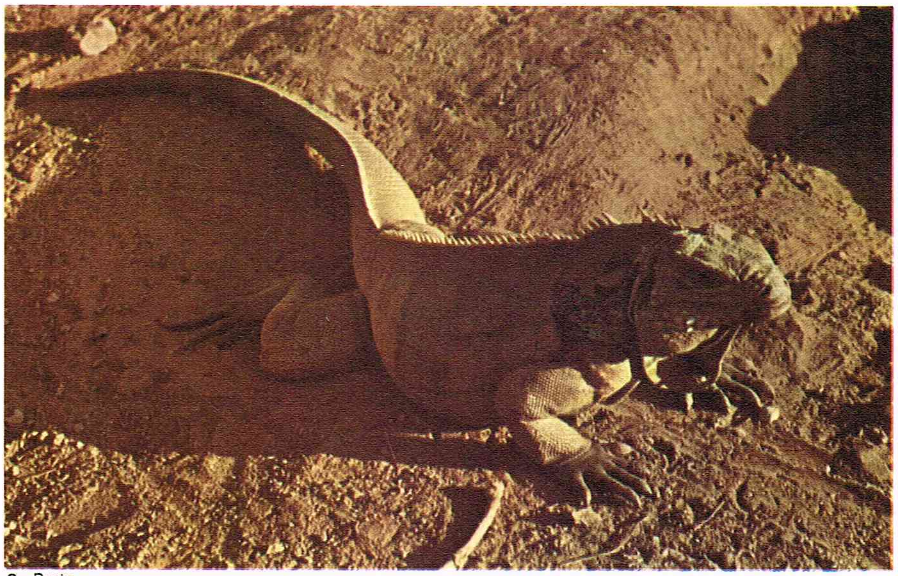
Le genre *Basiliscus,* qui compte diverses espèces, dont la mieux connue et la plus grande est *B. americanus,* vit du Panama au Costa Rica. Pouvant atteindre 80 cm de long, il a le tronc et la queue comprimés. Les pattes sont très élancées, les postérieures étant pourvues de doigts longs et fins, bordés de lobes dermiques très développés qui en augmentent la superficie. Le mâle a un haut lobe céphalique, cartilagineux, qui s'étend en arrière, et deux crêtes, l'une dorsale et l'autre caudale, dont la première est supportée par des rayons osseux.

Ces Sauriens vivent presque toujours sur les arbres situés au bord des cours d'eau. Grimpeurs et marcheurs très rapides et très agiles, ils se laissent parfois, lorsqu'ils se sentent menacés, tomber des arbres surplombant l'eau et, alors, nagent rapidement. Ils se nourrissent presque exclusivement de matières végétales.

Amblyrhynchus cristatus, l'iguane marin, mesure 1,50 m de long ; il est massif et pèse jusqu'à 12 kg. La tête est courte, large, convexe, et couverte de formations cornées larges et basses. Le tronc porté par des pattes très robustes est parcouru par une crête d'écailles hautes et fines allant de la nuque à l'extrémité de la queue le long de la ligne vertébrale.

Endémique aux îles Galapagos, il vit en colonies sur les écueils et les côtes battues par les vagues. Il ne craint pas l'homme, qu'il laisse s'approcher sans bouger. Lorsqu'il est irrité, il se défend avec sa queue et ses griffes. Il vit en symbiose avec diverses espèces de Crustacés. Strictement herbivore, il se nourrit d'Algues. Au crépuscule, il va se réfugier dans les fentes et les cavernes qui s'ouvrent à fleur d'eau. Naguère très commune, cette espèce a beaucoup diminué en nombre, en raison de la chasse dont elle a été l'objet.

On trouve aussi dans les îles de l'archipel des Galapagos un iguane terrestre, *Conolophus cristatus,* très proche de l'espèce précédente. Il mesure jusqu'à 1,10 m de long. Actuellement, il est en voie d'extinction.



S. Prato

▲ **Cyclura cornuta,** ***l'iguane-rhinocéros, rappelle les Reptiles préhistoriques ; il vit dans les zones arides de l'île d'Hispaniola.***

Dans les zones rocheuses et arides de l'île d'Hispaniola vit *Cyclura cornuta,* l'iguane-rhinocéros ; le mâle est caractérisé par trois écailles, présentant l'aspect de tubercules cornés pointus, situées sur le dessus du museau. Il mesure au maximum 1,10 m de long. Diurne, très agile et méfiant, il se cache dans les trous des rochers à l'approche de l'homme. Il se nourrit de matières végétales.

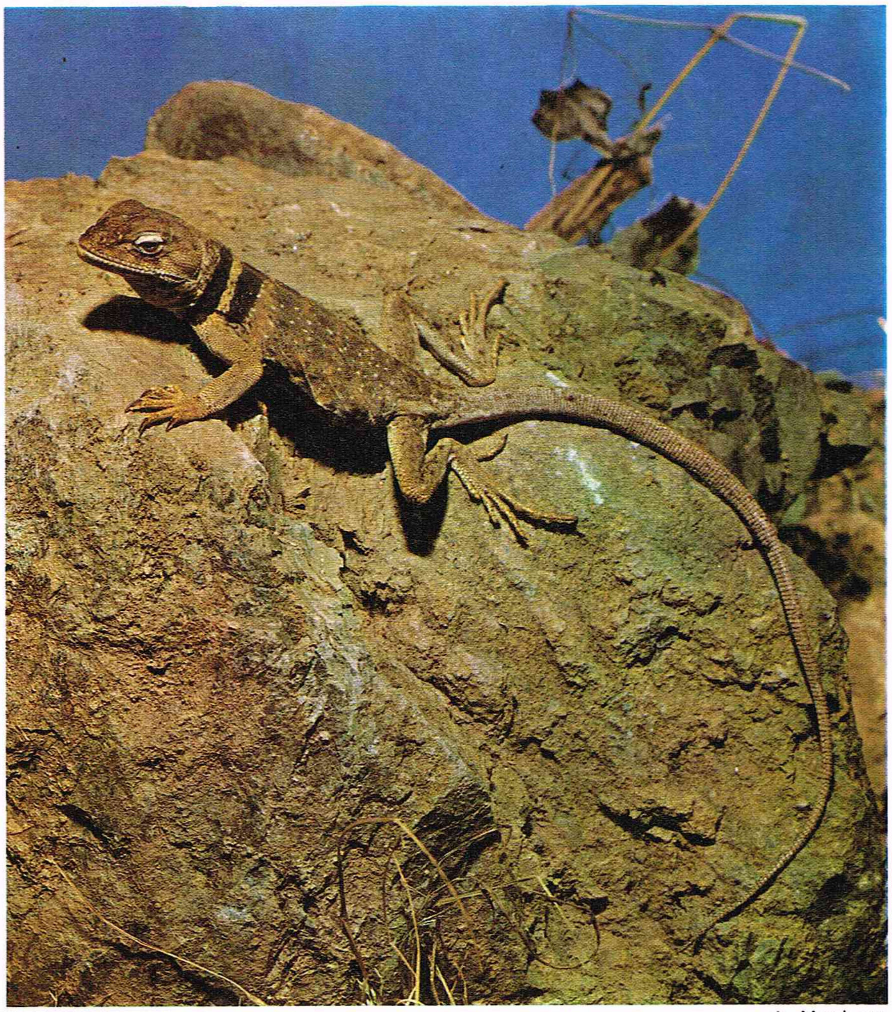
Le genre *Iguana* comprend quelques espèces, dont la plus grande et l'une des mieux connues est *I. iguana,* qui peut mesurer plus de 1,60 m de long. Sa tête est recouverte de grandes écailles lisses. Sa ligne vertébrale présente une haute crête. Le mâle possède un sac gulaire plus développé que celui de la femelle, bordé d'une rangée de lobes étroits, hauts et pointus.

Cet iguane habite en grand nombre les forêts chaudes de l'Amérique du Sud et d'une partie de l'Amérique centrale. Agile, rapide et méfiant, il préfère la fuite à la lutte, et se jette même à l'eau, où il nage bien et peut rester longtemps en plongée. Il se nourrit de feuilles, de fleurs, de fruits et souvent aussi d'Insectes. Diurne, il passe la nuit dans de longues galeries creusées dans le sol. Cette

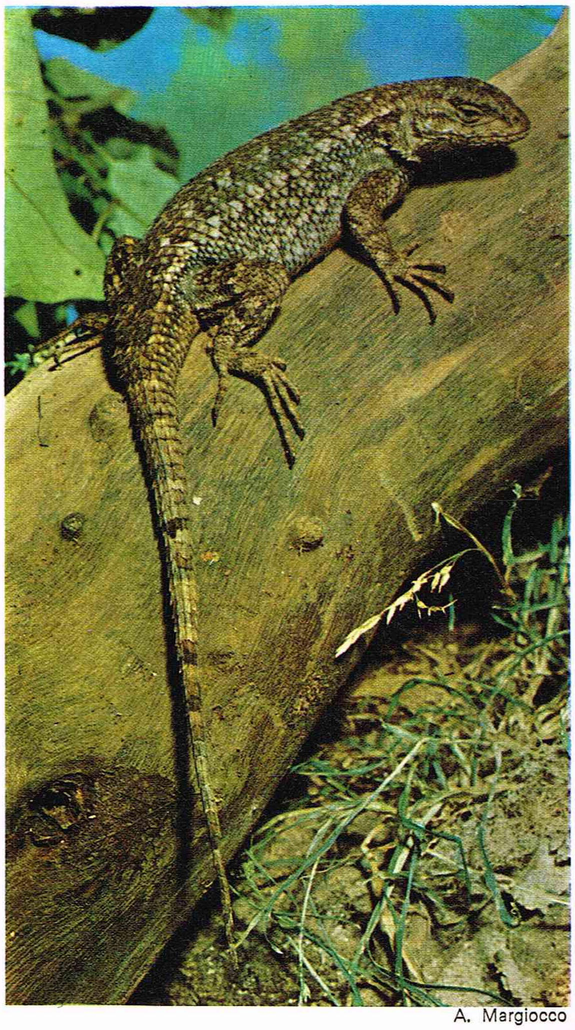
▼ **Iguana iguana,** ***dont la ligne vertébrale présente une haute crête, est bon nageur et peut rester longtemps en plongée.***

J. H. Tashjian





A. Margiocco



A. Margiocco

▲ ***A gauche,***
Crotaphytus collaris
de l'Arizona.
A droite,
Sceloporus gratiosus
habite les forêts
et chasse principalement
les fourmis
et les Arachnides.

espèce, de même qu'*I. delicatissima,* est chassée activement pour sa chair.

Le genre *Ctenosaura,* ou faux-iguane, comprend une dizaine d'espèces habitant du Honduras aux États-Unis. *C. hemilopha* vit de la Californie du Sud à l'Arizona, ainsi qu'au Mexique. Cette espèce mesure 70 cm de long et ressemble aux *Uromastix* (Agamidés), mais en diffère par son écaillure. La queue est hérissée d'épines.

Agile, rapide et diurne, le faux-iguane vit dans les endroits rocheux plus ou moins couverts de végétation. Quand il a peur, il se cache dans les fentes des rochers. Il mord et blesse cruellement. C'est le Saurien le plus agressif de l'Amérique centro-septentrionale. Il se nourrit uniquement de Végétaux.

Crotaphytus collaris a le tronc large et déprimé, et les pattes robustes et bien développées. Le mâle mesure jusqu'à 55 cm. Il habite les zones rocheuses et désertiques du sud-ouest des États-Unis et du nord du Mexique. Il fuit en se levant sur ses pattes postérieures.

Le genre *Callisaurus* est commun dans toutes les régions subdésertiques de l'ouest des États-Unis et du nord du Mexique. Il peut atteindre 20 cm de long. Les pattes postérieures sont beaucoup plus développées que les antérieures; les doigts sont fins et longs. Il est couvert de petites écailles lisses. Animal diurne, le callisaure fréquente les milieux arides. Il chasse des Insectes, et principalement des Orthoptères, en effectuant parfois des sauts de 20 à 30 cm. Il fuit à la vitesse de 24 km/h. Lorsqu'il est poursuivi, il court en zigzag ou décrit de grands cercles; puis, il s'arrête subitement, creuse le sable avec la queue, et y disparaît.

On peut voir, dans les mêmes lieux que le genre précédent, les espèces du genre *Uma,* peut-être les plus rapides Iguanidés terrestres, puisqu'ils peuvent atteindre 32 km/h.

Le genre *Sceloporus* (plus de cent espèces) vit dans la zone située entre la Colombie Britannique et l'État de New York au nord, et le Panama au sud. Ces Iguanidés, longs au maximum de 18 cm, diurnes, très agiles et excellents coureurs, habitent les forêts, chassant principalement des fourmis et des Arachnides.

Le genre *Phrynosoma,* qui comprend un nombre d'espèces limité, est le plus étrange. On le trouve du Mexique au Canada. Long au maximum de 16 cm, il a une forme presque discoïdale. La tête, les pattes et la queue sont très courtes. En divers endroits de la tête existent des cornes plus ou moins longues. Les *Phrynosoma* se défendent en projetant à une distance de 2 m du sang qu'ils font sortir de la membrane nictitante en contractant les muscles céphaliques.

Les **Agamidés** *(Agamidae)* sont acrodontes. Leurs dents ressemblent, par la forme, aux incisives, canines et molaires des Animaux supérieurs. Très variables par la morphologie et les mœurs, les Agamidés habitent toute l'Afrique, l'Asie méridionale, l'Australie, les îles situées entre l'Asie et l'Amérique, et la Polynésie, où on les trouve dans les îles Fidji à côté des Iguanidés. Il n'y en a pas à Madagascar.

Le genre *Agama,* répandu en Afrique, dans le sud-est de l'Europe, dans diverses îles de la Méditerranée orientale, en Asie Mineure, et dans l'Asie du Sud-Ouest, comprend une cinquantaine d'espèces. Bien qu'assez variables, les agames ont généralement la tête grosse et dilatée en arrière. La queue, de longueur variable, est pointue et de section ronde. Le tronc est large et plus ou moins déprimé. Les pattes sont robustes, moyennement longues et armées de griffes courbes. Le corps est couvert d'écailles carénées ou lisses, mêlées à des écailles épineuses plus accentuées sur le dos, les flancs et l'arrière de la tête. La longueur maximale est de 40 cm.

A. stellio habite l'Europe méridionale, l'Asie occidentale et l'Afrique du Nord-Est. Il atteint 30 cm de long. Cette espèce vit dans les lieux caillouteux, plus ou moins riches en végétation, et se nourrit d'Insectes.

Le genre *Phrynocephalus* (environ quinze espèces) est ovovivipare. On le trouve en Asie occidentale et centrale et en Europe orientale.

P. mystaceus habite la Russie méridionale et orientale, jusqu'au Don et au Terek. Il mesure 25 cm de long. Animal diurne, il vit dans les lieux sablonneux, se cachant, la nuit, dans des galeries et se nourrissant d'Arthropodes. Il est assez agressif.

Le genre *Draco* compte plus de vingt espèces, réparties en Asie du Sud-Est. Ces Sauriens sont caractérisés par une forme élancée et élégante, ainsi que par la présence, sur les flancs, d'un fin repli cutané supporté par les cinq ou six dernières côtes très allongées, l'ensemble pouvant être déployé sur les côtés au gré de l'Animal. *D. volans* mesure environ 20 cm. Endémique en Asie, il est diurne et arboricole. Grâce à ses ailes dermiques, il peut franchir en vol plané une distance de 7 à 10 m.

Dans les forêts de l'Asie méridionale vivent les représentants du genre *Calotes,* caractérisés par une forme élégante. Ils possèdent, le long de la ligne vertébrale, une crête cornée, fine et pointue. Les pattes, en particulier les postérieures, sont longues et fines. Ils vivent en colonies sur les arbres, et se nourrissent d'Insectes. Ils sont très agiles et combatifs. En général, leur taille maximale ne dépasse pas 50 cm.

Chlamydosaurus kingi, unique espèce du genre, vit dans les régions boisées du nord-ouest de l'Australie. Long de 90 cm, il possède un repli cutané, ample et fin, attaché à la partie postérieure de la tête, qui forme une sorte de manteau plissé, à bords dentelés, descendant au-delà de l'attache des pattes antérieures. Ce repli est toujours plus grand chez les mâles. Diurne, cet Agamidé vit sur les arbres, où il chasse de petits Animaux, surtout des Arthropodes. Quand il est dérangé, il prend une attitude menaçante, mettant en évidence sa forte denture, tout en soulevant et en écartant la collerette qui peut atteindre un diamètre de 20 cm.

Le genre *Uromastix* compte une dizaine d'espèces, strictement terrestres, à tronc déprimé, souvent très large, et à queue épineuse. Ovipares, très doux, diurnes, herbivores, les *Uromastix* habitent les régions désertiques et subdésertiques. Ils sont communs en Afrique du Nord.

Dans les déserts de sable d'Australie, où la température monte au-dessus de 50 °C et où l'eau est très rare, vit *Moloch horridus,* long de 20 cm. Il présente, sur tout le corps, des épines, particulièrement développées au-dessus des yeux et de la nuque. Il se nourrit de matières végétales et de fourmis. Animal très doux, il vit par groupes de deux ou trois individus, dans les buissons ou le sable. Il est ovipare.

Les *Cophotis,* seuls Agamidés à queue préhensile, vivent dans les forêts denses de Ceylan et de Sumatra.

Les **Chamæléonidés** *(Chamaeleonidae),* longs de 3 à 55 cm, ont la tête et le tronc fortement comprimés latéralement et assez hauts. La partie latéro-postérieure de la tête revêt l'aspect d'un casque médiéval. Les yeux, très développés, sont protégés par une calotte dermique perforée à l'endroit de l'iris, et sont, en outre, indépendants: l'Animal peut regarder à la fois en haut et en bas, ou en avant et en arrière. Les Chamæléonidés sont acrodontes. Les pattes sont assez hautes et fines ; les doigts, développés et pourvus de griffes, sont divisés en deux groupes, l'un de trois et l'autre de deux doigts, enveloppés de peau jusqu'à l'extrémité. La queue, assez longue, un peu comprimée à son attache puis cylindrique, se termine en pointe. Elle est très préhensile et sert pratiquement de main. La langue est fortement dilatée à son extrémité très longue et élastique ; elle est pourvue de nombreuses cellules sécrétant un mucus visqueux. Grâce à la présence de nombreux chromatophores, les caméléons peuvent modifier notablement la couleur de leur peau. Les mâles sont



J.-H. Tashjian

▲ **Phrynosoma coronatum,** ***dont la tête porte, en divers endroits, des cornes plus ou moins longues.***

J. H. Tashjian

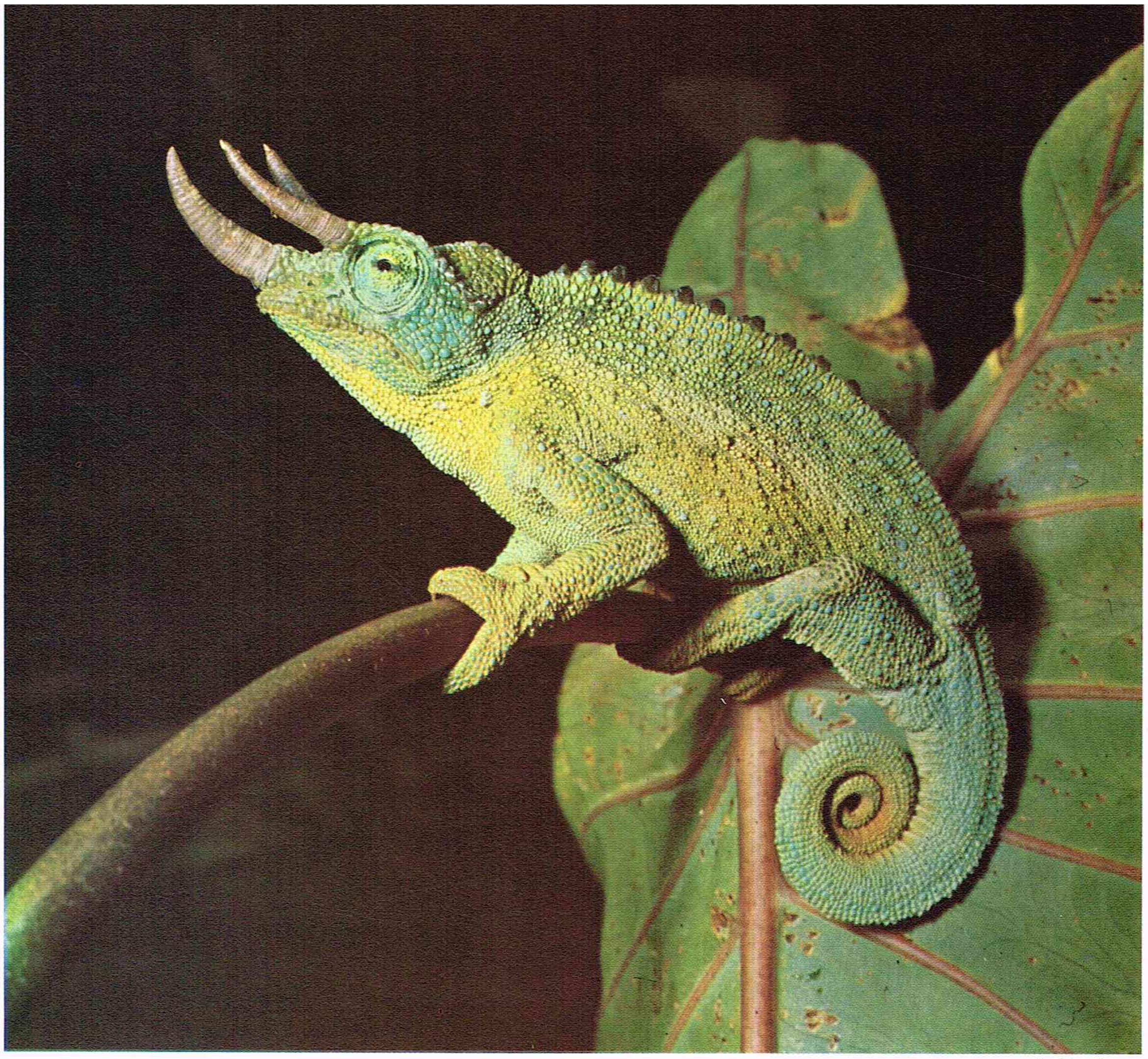


A. Margiocco



▼ ***A gauche,*** **Agama agilis** ***(Agamidés). A droite,*** **Calotes versicolor,** ***très commun en Inde et en Chine.***

▶ **Chamaeleo jacksoni,** ***d'Afrique orientale, possède trois longues cornes; les jeunes présentent également, dès la naissance, ces trois appendices, mais réduits.***



A. Margiocco

pourvus d'une crête ou de cornes, au nombre de une à cinq, sur la tête.

La famille, divisée en quatre genres, *Chamaeleo, Rhampholeon, Brookesia et Leandria,* avec une centaine d'espèces, est répandue dans toute l'Afrique, une partie de l'Europe, en Arabie, en Inde, à Ceylan, et surtout à Madagascar.

Chamaeleo chamaeleon mesure 28 cm de long. La tête est très haute à la partie postérieure, qui présente une forme de pyramide à base triangulaire. Ce caméléon habite du sud de l'Espagne et de l'Afrique du Nord à l'Asie occidentale. Diurne et assez rapide, il vit sur les plantes arbustives. Complètement immobile, le corps revêtant la couleur du milieu environnant, il surveille attentivement, de ses yeux mobiles, les alentours, rapide à saisir les Insectes passant à sa portée, à l'aide de sa langue visqueuse.

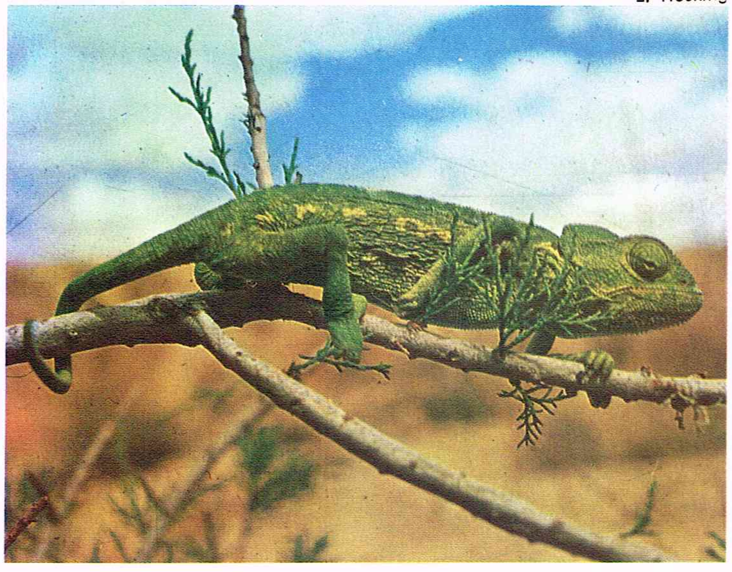
C. parsoni, C. mulleri, C. verrucosus et *C. oustaleti* sont les géants de la famille. Ils habitent Madagascar, à l'exception de *C. mulleri,* que l'on trouve dans les montagnes d'Afrique orientale. Celui-ci mesure 63 cm de longueur.

Dans les broussailles d'Afrique orientale vit *C. jacksoni,* long de 24 cm. Les mâles et les femelles possèdent trois cornes, longues de 3 cm, dirigées en avant et situées, l'une à l'extrémité du museau, les deux autres au-dessus des orbites. L'espèce est ovovivipare. Les jeunes possèdent dès la naissance les trois appendices des adultes, mais réduits à des tubercules coniques.

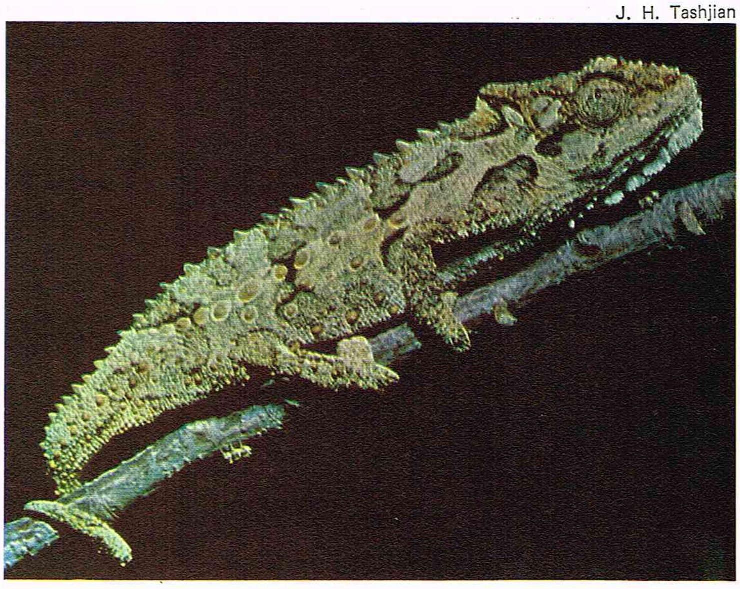
Le genre *Rhampholeon,* qui habite l'est de l'Afrique équatoriale, diffère du genre *Chamaeleo* par sa petite taille (10 cm). Sa queue est courte et peu ou non préhensile.

▼ ***A gauche,*** **Chamaeleo chamaeleon** ***est un caméléon diurne, rapide à saisir, à l'aide de sa langue visqueuse, les Insectes passant à sa portée. A droite,*** **Chamaeleo ventralis.**

E. Hosking



J. H. Tashjian



Le genre *Brookesia* est endémique à Madagascar. Il est caractérisé par une queue plus courte que le tronc et la tête réunis. Longs de 3 à 9 cm, ces caméléons vivent en forêt et se nourrissent d'Insectes.

C'est également à Madagascar que l'on trouve le genre *Leandria,* représenté par une seule espèce, *L. perarmata.* Long de 11 cm, il possède un casque dentelé, qui recouvre le cou. Le tronc et la queue sont hérissés d'épines.

Les **Scincidés** *(Scincidae)* comprennent d'une part des espèces à membres courts, et d'autre part des espèces présentant seulement des vestiges de ceintures scapulaire et pelvienne. De petite taille, les Scincidés ont le tronc très long, la queue fragile, la tête aplatie, et le museau pointu ou cunéiforme. Les pupilles sont rondes et les yeux protégés par des paupières mobiles, dont l'inférieure est souvent pourvue d'un petit disque transparent permettant la voisin même lorsque les paupières sont fermées. Les dents, petites et nombreuses, sont soudées au bord interne des mâchoires. La tête est recouverte d'écailles régulières; celles du tronc et de la queue sont petites, imbriquées, plus ou moins carénées, et supportées par des ostéodermes. Cette famille habite principalement l'Afrique, l'Asie méridionale et l'Australie. Certains genres vivent aussi dans les régions chaudes et tempérées d'Amérique. Les genres *Ablepharus*, *Chalcides* et *Ophiomorus* sont européens.

Les *Ablepharus* sont de petite taille (10 cm) et présentent une certaine similitude avec *Chalcides chalcides* en ce qui concerne le brillant des écailles et la finesse du corps; les pattes sont, généralement, plus développées, fréquemment de longueur normale, et les paupières inférieures transparentes. Ce genre se rencontre dans presque toutes les régions chaudes et tempérées de l'Ancien Monde et de l'Australie.

Les *Chalcides* comprennent des espèces d'une longueur maximale de 35 cm. Ils ont des pattes antérieures moins développées que les postérieures et peuvent avoir deux ou un seul doigt ou même pas du tout.

C. chalcides habite la péninsule Ibérique, l'Italie, le midi de la France et le nord-ouest de l'Afrique. Il fréquente les prés et les zones à végétation arbustive rare et se nourrit d'Insectes, de Vers et d'Arachnides. Actif aux heures les plus chaudes du jour, il passe l'hiver sous les pierres ou entre les racines des arbres. Il est ovovivipare. On le rencontre du niveau de la mer jusqu'à 2 300 m d'altitude (Haut Atlas).

C. ocellatus a le tronc très allongé et déprimé. Il atteint 28 cm et possède des pattes courtes et robustes pentadactyles. Il habite de l'Afrique du Nord jusqu'en Asie occidentale.

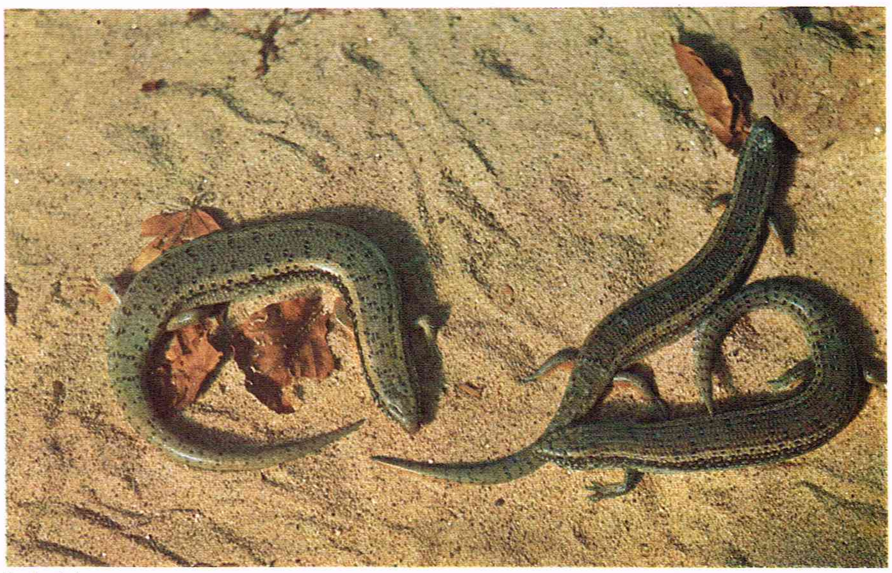
Le genre *Scincus* est particulièrement répandu en Afrique du Nord. Il comprend des espèces propres aux zones sablonneuses qui s'enfoncent dans le sable par un mouvement en spirale (« poissons des sables »). Ces Animaux ont un corps à écailles lisses imbriquées, fuselé aux deux extrémités.

Le genre *Mabuia,* répandu en Afrique, à Madagascar, en Asie méridionale, en Amérique centro-méridionale et aux Antilles, comprend soixante-dix espèces environ. Très agiles et rapides, ces Sauriens sont insectivores. Ils sont vivipares ou ovovivipares. Les espèces les mieux connues sont *M. striata,* qui habite le sud de l'Afrique, et *M. brevicollis,* localisée en Afrique orientale. *Corucia zebrata,* endémique dans les îles Salomon, est le plus grand Scincidé (61 cm) et l'unique espèce à queue préhensile. Il se nourrit uniquement de Végétaux, de même que *Macroscincus cocteani,* des îles du Cap-Vert.

Les espèces du genre *Ristella,* de l'Inde, possèdent de curieuses griffes rétractiles, dont la fonction n'est pas encore connue. Les représentants du genre *Tropidophorus,* qui vivent en Asie du Sud-Est, sont aquatiques; leur femelle est ovovivipare.

Les Indes orientales sont habitées par le genre *Lygosoma,* qui comprend soixante-quinze espèces, toutes très colorées. Les espèces du genre *Tribolonotus,* propres à la Nouvelle-Guinée, ont le corps fortement charpenté et possèdent, à l'arrière, six longs aiguillons.

En Australie, on trouve les genres *Tilica,* dont la langue est bleue et les écailles très lisses, *Egernia,* dont les écailles sont épineuses et particulièrement pointues sur la queue, et *Trachysaurus,* dont la tête, le tronc et la queue sont recouverts de grosses écailles très imbriquées et rugueuses.



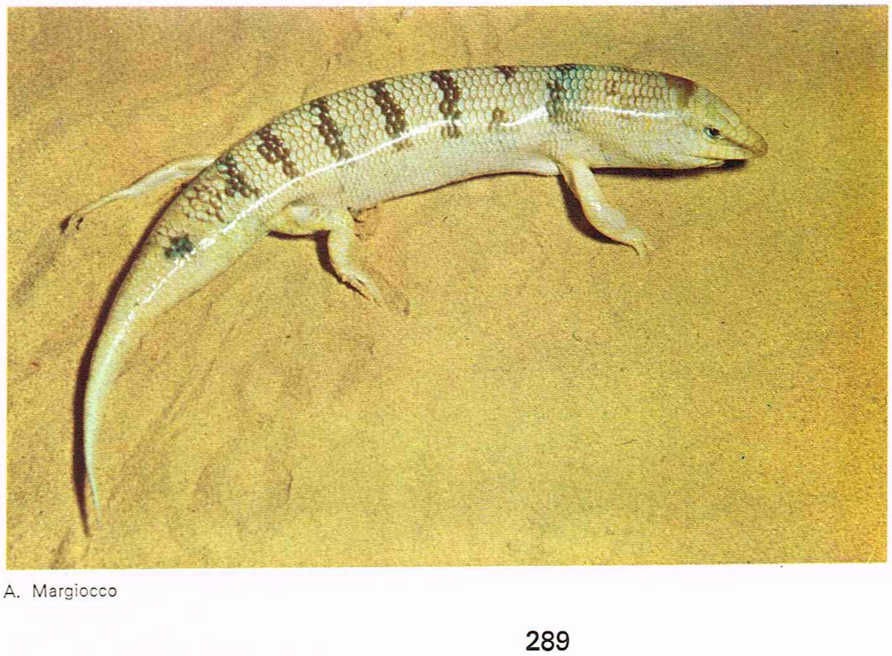
G. Papini

▲ ***Trois exemplaires de* Chalcides ocellatus *(Scincidés) au corps très allongé et aux pattes courtes et robustes.***

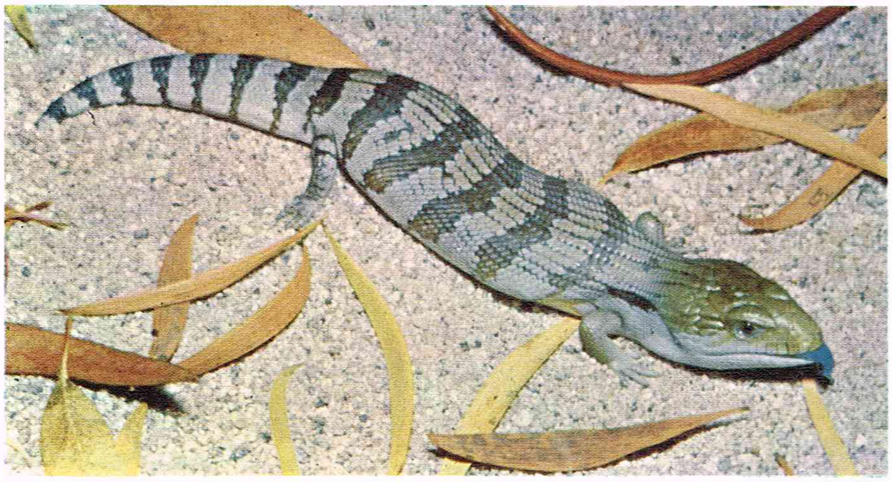


G. Papini

◀ **Chalcides chalcides vittatus** ***endémique de la Sardaigne.***
▼ **Scincus scincus,** ***le poisson des sables, particulièrement répandu en Tunisie.***



A. Margiocco



J. H. Tashjian

▲ **Tiliqua scincoides,** *dont la langue est bleue, habite l'Australie.*

Les **Feylinidés** *(Feylinidae)* sont des Sauriens apodes de petite taille. Le genre *Feylinia* habite l'Angola et l'Afrique centale. L'espèce la mieux connue, *F. currori,* mesure 30 cm de long. Ces Animaux sont fouisseurs, insectivores et ovipares.

Les **Cordylidés** *(Cordylidae)* sont endémiques en Afrique. Ils sont de petite taille et d'aspect très divers. Le corps et la queue sont protégés par de larges écailles épineuses ou carénées. Certains sont strictement terrestres, d'autres arboricoles, et d'autres encore habitent en permanence sur des rochers. Ils dévorent des Arthropodes et divers autres petits Invertébrés. Ils sont vivipares.

La famille compte vingt-trois espèces, dont la plus commune est *Cordylus cordylus,* qui peuple presque toute l'Afrique. *C. giganteus,* endémique en Afrique du Sud, atteint 35 cm de long.

Les quatre espèces du genre *Chamaesaura,* propres au territoire de l'Union sud-africaine, sont serpentiformes et ne dépassent pas 50 cm. *C. aenea,* endémique au Transvaal, est pentadactyle. *C. macrolepis* ne possède pas de pattes antérieures.

Les **Lacertidés** *(Lacertidae)* ont une forme élégante et fine. Ils sont très variables en ce qui concerne la taille et la livrée, ainsi que les mœurs. Les pattes sont bien développées, avec cinq doigts fins terminés par des griffes. La queue est longue, pointue, fragile et peut régénérer. Les yeux sont ronds et protégés par des paupières mobiles. Les Lacertidés possèdent sur la tête des écailles larges et irrégulières, et ont le dessus du corps recouvert de granulations de diverses formes et dimensions, ou de petites écailles imbriquées. La partie inférieure du tronc est couverte de plaques à peu près quadrangulaires, disposées en rangées régulières. Longs de 12 à 75 cm, ces Animaux présentent souvent de très vives couleurs. Ils habitent les milieux les plus variés, puisqu'on en trouve depuis les îles tropicales jusqu'au-delà du cercle polaire arctique, et du niveau de la mer jusqu'à 2 500 m d'altitude. Diurnes, terrestres et arboricoles, ils se nourrissent d'Insectes. Ils se reproduisent par des œufs, et sont rarement ovovivipares. Agiles, très rapides, excellents grimpeurs, et doués d'une certaine intelligence, les Lacertidés sont répandus dans toute l'Afrique, dans presque toute l'Europe, et dans la quasi-totalité de l'Asie. Ils sont absents à Madagascar et en Australie.

Le genre *Lacerta* comprend de nombreuses espèces européennes.

L. agilis habite l'Europe centro-septentrionale et l'Asie centrale. *L. bedriagae* est propre à la Corse et à la Sardaigne. *L. lepida* vit dans le sud-ouest de l'Europe et dans le nord-ouest de l'Afrique. *L. monticola* est confiné à la péninsule Ibérique et au versant français des Pyrénées. *L. muralis*, le lézard des murailles, habite l'Europe centro-méridionale et l'Asie centrale. *L. perspicillata* se rencontre au Maroc et dans les îles Baléares. *L. sicula* est distribué des îles de la mer Tyrrhénienne à l'Apennin, et de l'Istrie à la mer de Marmara. *L. viridis*, le lézard vert, habite l'Europe centro-méridionale et l'Asie Mineure. *L. vivipara*, le lézard vivipare, habite le midi de la France, le nord-ouest de l'Espagne, les Alpes, les Balkans, l'Europe centro-septentrionale, la Sibérie, la Mongolie septentrionale; on le trouve même dans l'île Sakhaline. Ces lézards habitent tous les milieux. Ils sont uniquement diurnes et, la nuit, ils se cachent sous des pierres, dans des trous qu'ils creusent ou dans des galeries abandonnées par des Rongeurs. Ils se nourrissent d'Insectes, de larves, de Mollusques, de Myriapodes, de Vers, de baies et, pour les plus grands, de petits serpents, d'œufs, d'Oiseaux, de micromammifères et d'autres lézards.

Après les amours qui ont lieu en mai et juin, la femelle pond dans de petits trous creusés dans le sol ou sous les Végétaux en décomposition. Ces lézards passent l'hiver à une profondeur de 10 à 90 cm.

Le genre *Algyroides* habite l'Afrique et le pourtour de la Méditerranée. *A. nigropunctatus* en est l'espèce la plus longue : il atteint 18 cm. Les diverses espèces se rencontrent habituellement dans les forêts de feuillus, sur les branches des buissons et sur les murs secs.

Le genre *Acanthodactylus,* représenté en Europe par *A. erythrurus,* habite la péninsule Ibérique, et est commun en Afrique du Nord et en Asie méridionale. L'espèce européenne est longue de 20 cm au maximum. Très agile, ce lézard habite les lieux sablonneux et arides, à végétation rare, jusqu'à 2 000 m d'altitude.

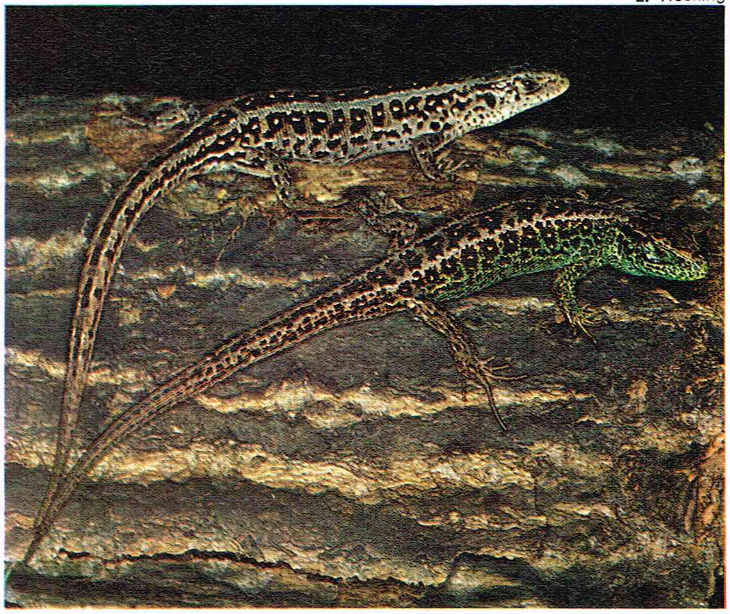
Le genre *Eremias* comporte de nombreuses espèces répandues en Russie, en Afrique et en Asie. Il habite à peu près les mêmes milieux que les *Acanthodactylus,* jusqu'à 1 700 m d'altitude environ.

▼ *A gauche, deux spécimens de* **Cordylus giganteus** *d'Afrique du Sud; ils dévorent des Arthropodes et divers autres petits Invertébrés. A droite, mâle et femelle de* **Lacerta agilis;** *cette espèce habite l'Europe centro-septentrionale et l'Asie centrale.*

A. Margiocco



E. Hosking





A. Margiocco



E. Hosking

Le genre *Psammodromus* compte seulement deux espèces, qui vivent dans la péninsule Ibérique, le midi de la France, et le Sahara algéro-tunisien. *P. hispanicus* atteint 13 cm, et *P. algirus* 27 cm ; ces deux espèces habitent les lieux arides, chauds, sablonneux, couverts de maigres buissons, sous lesquels ils creusent des tunnels.

Les **Téiidés** *(Teiidae)*, limités au Nouveau Monde, ont le dos couvert d'écailles juxtaposées et le ventre d'écailles disposées en rangées transversales. Les orifices auriculaires sont bien visibles. Les yeux ont des paupières. La langue est longue, bifide, et rétractile. Les dents antérieures sont coniques; les dents latérales sont soit coniques, soit en forme de molaires. La coloration est assez vive. La famille compte environ quarante genres et deux cents espèces, ovipares ou ovovivipares, d'Amérique centro-méridionale et d'Amérique du Nord.

Tupinambis teguixin atteint près de 90 cm. Il habite de la Guyane à l'Uruguay, dans les broussailles touffues et le long des cours d'eau. Vif, bon coureur, agile et agressif, il se nourrit d'Invertébrés, de micromammifères, d'Amphibiens, de Reptiles, d'Oiseaux et surtout d'œufs. La femelle pond à la base des arbres, sous les buissons, ou plus communément dans des termitières.

Le géant de la famille est *Dracaena guyanensis*, avec 1,20 m de long. Ses écailles ressemblent à celles des alligators. Il est aquatique et se nourrit à peu près uniquement de Mollusques.

Cnemidophorus est un genre propre aux États-Unis, qui fréquente les champs et les zones sablonneuses.

Les *Ameiva*, semblables aux Scincidés (quinze à vingt espèces), vivent aux Antilles et du Mexique à la Bolivie et à l'Uruguay.

Des Téiidés vermiformes *(Scolecosaurus)* et serpentiformes *(Ophiognomon)* vivent en forêt sous les feuilles mortes; leurs mœurs sont mal connues.

Les **Anguidés** *(Anguidae)* ont, en général, un corps serpentiforme. La tête est de section à peu près ronde. La queue est longue, pointue et d'un diamètre à peu près égal à celui du tronc. Les pattes peuvent être bien développées, ou très réduites, voire même absentes. La tête est couverte d'écailles régulières, alors que le tronc et la queue présentent des écailles imbriquées, souvent arrondies au bord postérieur, lisses et très brillantes. Quelques genres habitent l'Europe, l'Afrique du Nord, le sud de l'Asie jusqu'à Formose, et aussi l'Amérique.

Anguis fragilis, l'orvet, qu'on rencontre en Europe, en Afrique du Nord, dans le Caucase et en Perse, est long de 50 cm; il est apode. La tête est petite, non distincte du tronc qui est subcylindrique. Il a des dents petites et courbes, parcourues par un léger sillon, comparable à celui des Ophidiens opisthoglyphes. La sécrétion de ses glandes labiales est mortelle pour de nombreux Invertébrés. On le rencontre de mars à novembre, particulièrement dans les prés humides, les clairières des forêts, sous les feuilles ou les Végétaux en décomposition, entre les racines, sous les pierres, etc. Il est actif du matin au crépuscule. Peu rapide mais relativement agile, il se nourrit d'Arachnides, d'Insectes, de Vers et de limaces. C'est un précieux auxiliaire de l'agriculture. L'orvet passe l'hiver, en colonies, dans des trous profonds de 30 à 80 cm. Il vit du niveau de la mer jusqu'à 2 100 m d'altitude.

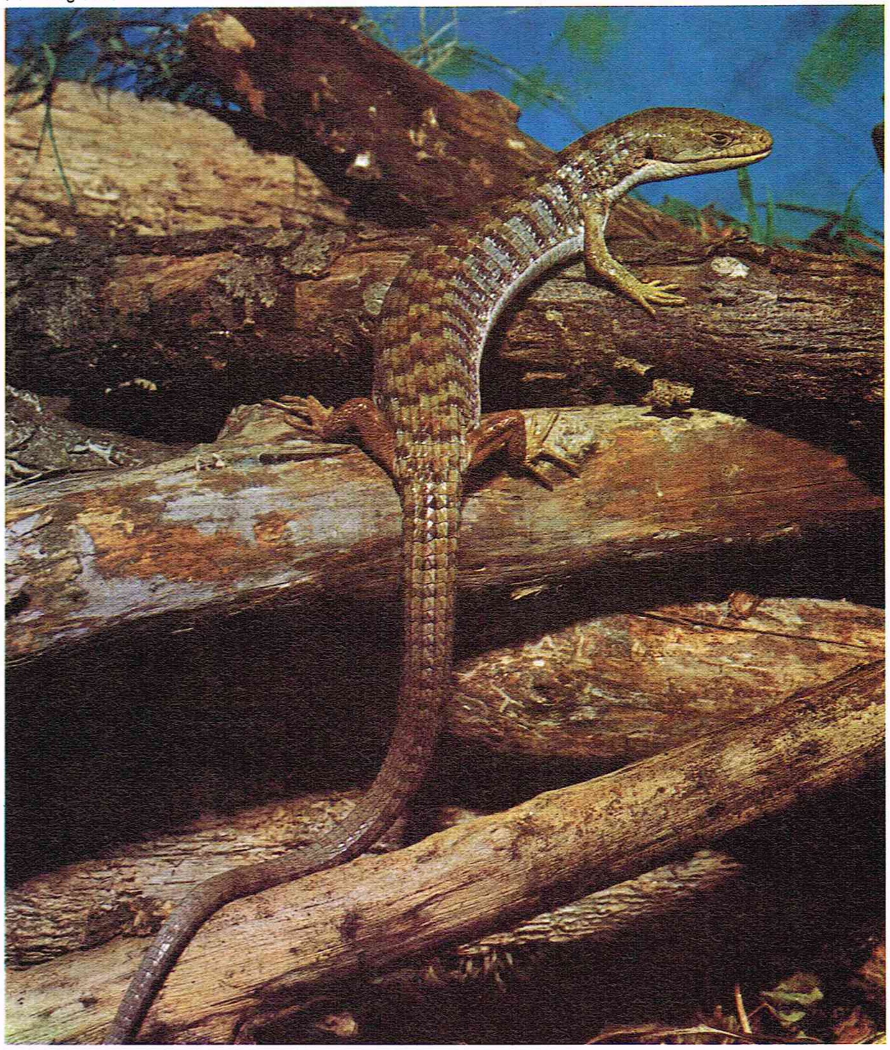
Ophisaurus apodus, le pseudope de Pallas, habite de la péninsule balkanique à la Perse, la région transcaspienne et le Turkestan. C'est le plus grand Saurien observable en Europe : il peut atteindre 1,10 m. Il n'a pas de pattes antérieures et les pattes postérieures sont très rudimentaires. Le pseudope vit dans les forêts et les prairies, où il chasse des gros Acridiens, des Mollusques, des Amphibiens, des Sauriens, des Ophidiens, des Oiseaux nichant à terre, et des Mammifères de taille petite et moyenne. Il est rapide, vif et sauvage. La femelle est ovipare.

Les *Diploglossus* et les *Gerrhonotus*, qui habitent aux États-Unis, ont des pattes bien développées, et ressemblent aux Lacertidés, mais leur corps est assez allongé.

▲ *A gauche, petit lézard* **(Lacerta viridis)** *nouveau-né côtoyant des œufs. A droite,* **Anguis fragilis** *(femelle), l'orvet que l'on rencontre en Europe et en Afrique du Nord.*

▼ *Le lézard-alligator* **(Gerrhonotus multicarinatus)** *d'Amérique du Nord.*

A. Margiocco





Frédéric - Jacana

▲ **Varanus komodoensis**, *que l'on trouve exclusivement dans l'île de Komodo, est le plus grand des varans.*

Les **Anniellidés** *(Anniellidae)* sont confinés en Californie. Ils ont la tête cunéiforme et de même diamètre que le tronc. Ils ne possèdent pas de pattes, et la queue est courte. Longs d'un peu plus de 20 cm, fins, ils vivent dans les zones sablonneuses ou à terre meuble ; ils restent presque en permanence dans des galeries, qu'ils creusent à l'aide du museau. Diurnes, ils se nourrissent d'Insectes, d'Arachnides, etc. Ils sont ovovivipares. L'espèce la mieux connue est *Anniella pulchra*.

Les **Xénosauridés** *(Xenosauridae)*, longs au maximum de 25 cm, ont une tête et un tronc déprimés. Les pattes sont bien développées, avec des doigts armés de griffes fines et recourbées.

La famille comprend seulement deux genres : *Xenosaurus*, du Mexique, et *Shinisaurus*, avec une seule espèce, *S. crocodilurus*, de Chine méridionale.

Les **Varanidés** *(Varanidae)* comprennent les plus grands Sauriens actuellement vivants. La tête est allongée, et le cou très long ; le tronc est fort mais délié. Les pattes, moyennes et robustes, sont armées de doigts aux griffes dures et pointues. La queue est longue, pointue et souvent comprimée latéralement. Les yeux, bien développés, sont petits, à pupille ronde, et protégés par des paupières mobiles. Ils possèdent une langue longue, protractile et bifide. Les dents sont très fortes et soudées au bord interne des mâchoires.

La famille compte des espèces terrestres, aquatiques ou arboricoles. Diurnes, très agiles et sauvages, les Varanidés se nourrissent d'Oiseaux, de Reptiles, de Mammifères, de Poissons, d'Insectes et de charognes. La femelle pond des œufs à coquille molle et parcheminée, dans les cavités du sol ou dans les termitières. Attaqués, ces Animaux poussent des cris aigus et réagissent en mordant ou en donnant de grands coups de queue.

La famille ne compte qu'un genre, *Varanus*, avec une trentaine d'espèces, distribuées dans toute l'Afrique, en Asie méridionale, en Insulinde et en Australie.

Varanus niloticus, le varan du Nil, habite toute l'Afrique. Il peut atteindre 2 m. Il vit de préférence sur les îlots sablonneux sans végétation et sur les plages nues, ou encore sur les branches situées au-dessus de l'eau. Très bon nageur, il peut rester plusieurs minutes sous l'eau.

En Afrique, en Arabie et au Moyen-Orient, vit *V. griseus*, le varan du désert, espèce propre aux zones arides et désertiques.

V. salvator peut être observé sur les rives des cours d'eau et les plages de l'Asie méridionale, de l'archipel de la Sonde, des Philippines et du nord de l'Australie. Il est long de plus de 3 m.

V. komodoensis, qui dépasse 3,50 m et pèse 135 kg, est le plus grand des varans. On le trouve seulement dans l'île de Komodo, ainsi que dans deux petits îlots voisins et dans une zone très limitée de l'île Flores. Il se nourrit de petits Cervidés, de porcs sauvages et de charognes.

Bornéo et Java abritent *V. dumerili*, espèce de forêt, qui niche dans des galeries creusées dans les rives vaseuses. Près de la moitié des espèces vivantes habite l'Australie ; on y rencontre *V. brevicauda*, le plus petit (20 cm), *V. varius* et *V. giganteus*, tous deux longs de 1,80 m.

L'espèce la plus recherchée du point de vue gastronomique est *Varanus indicus*, de Polynésie, long de 1,30 m.

Les **Hélodermatidés** *(Helodermatidae)* ont une allure massive. La tête est large, plate, massive et bien distincte du tronc. Les pattes sont courtes, robustes et munies de griffes. La queue est épaisse et pointue à l'extrémité. Le dos est couvert de gros tubercules. Les dents sont soudées au bord interne des os de la mâchoire ; les dents sont crochues à la mâchoire inférieure et parcourues de la base à la pointe par un profond sillon relié à des glandes à sécrétion toxique. Les morsures, peu fréquentes, sont très graves mais semblent exceptionnellement mortelles.

Il existe deux espèces. *Heloderma suspectum*, long au maximum de 35 cm, habite le sud-ouest de l'Utah, l'Arizona, le Nevada et l'État de Sonora au Mexique ; *H. horridum*, du Mexique, mesure jusqu'à 60 cm. Ces Animaux vivent dans les lieux secs, à végétation xérophile. Ils sont peu actifs et passent le jour cachés dans des galeries ; ils sortent au crépuscule pour chasser de petits Vertébrés et manger des œufs d'Oiseaux et de Reptiles. Ils sont peu agressifs ; quand ils sont irrités, cependant, ils mordent et ne lâchent pas prise.

Les **Lanthanotidés** *(Lanthanotidae)* comprennent un seul genre et une seule espèce, très rare, de Bornéo : *Lanthanotus borneensis*, longue de 42 cm, avec le tronc allongé, déprimé, soutenu par de courtes pattes. On ne connaît pas la biologie de cette espèce.

Les **Amphisbænidés** *(Amphisbaenidae)* ont le corps vermiforme. Ils ne possèdent pas de pattes ou, alors, ont des membres antérieurs rudimentaires. La tête est assez semblable à l'extrémité caudale et couverte de plaques régulières. Les yeux sont minuscules et cachés par les écailles. Le tronc et la queue sont marqués par des sillons disposés en anneaux.

Ils se déplacent aussi bien en avant qu'en arrière, à la façon des vers de terre. Ils vivent dans le sol et sous les feuilles mortes et sont fréquents dans les termitières et les fourmilières.

La famille compte environ une vingtaine de genres. Elle est largement représentée en Afrique, dans une partie de l'Europe, en Asie occidentale, et en Amérique. Enfin dans la péninsule Ibérique, au Maroc et en Algérie vit *Blanus cinereus*, long de 21 cm.



J. Six

▲ ***Les Ophidiens, ou serpents, habitent presque tous les milieux, du niveau de la mer jusqu'à 4 600 m d'altitude. Tous sont carnivores; la plupart sécrètent du venin. Ici* Boiga dendrophila *(Colubridés), le serpent des palétuviers.***

Sous-ordre des Ophidiens

Les Ophidiens ou serpents *(Serpentes)* sont apparus au Crétacé, à partir de formes à corps très allongé et dépourvues de membres, faisant partie des Sauriens. Ils ont le tronc et la queue très allongés. La tête est plus ou moins distincte du cou. Les membres antérieurs sont totalement absents, et les postérieurs vestigiaux (situés des deux côtés du cloaque) existent seulement chez les genres *Boa, Python* et *Eunectes*. La taille va de 10 cm (Leptotyphlopidés) à 10 m de longueur (Boïdés).

La forme du tronc est habituellement fonction du mode de vie de l'Animal : les espèces terrestres ont généralement une section transversale ovalaire, avec le grand axe de celle-ci situé parallèlement au sol *(Bitis)*. Les Leptotyphlopidés, les Typhlopidés font exception, ainsi que certains Boïdés, etc., le tronc ayant une section à peu près ronde. Les espèces arboricoles ont un tronc de section ovalaire, dont le grand axe est perpendiculaire à la surface d'appui. La queue peut être longue et terminée en pointe, ou bien être courte et se terminer brusquement. Chez les serpents de mer (Hydrophidés) la queue est large et plate, alors que, chez certains Crotalinés, elle est pourvue à l'extrémité d'une « sonnette ».

Tous les serpents ont le corps recouvert d'une importante couche cornée. La tête est normalement couverte de plaques régulières, larges, dont la forme, la taille et les rapports réciproques jouent un grand rôle en systématique. Le dos du tronc est protégé par des écailles allongées, à bord postérieur souvent arrondi, imbriquées ou juxtaposées, parfois carénées et disposées en rangées régulières. Sur le ventre les écailles sont très larges et courtes, disposées en une seule rangée. La plaque anale, plus arrondie, est facilement reconnaissable des ventrales (ou gastrostèges) et des sous-caudales (ou urostèges) ; elle est souvent divisée. Les sous-caudales ont la même forme que les ventrales, et sont parfois disposées en deux rangées.

Chez les Leptotyphlopidés et les Typhlopidés, le dos et le ventre sont couverts d'écailles de forme et de taille

▶ *Page ci-contre (en haut, à gauche) position et coupes transversale et longitudinale des dents chez les Ophidiens : A, dents aglyphes, ou pleines, non adaptées au passage du venin; B, dents opisthoglyphes, sillonnées, situées à la partie postérieure du maxillaire (*Malpolon, Telescopus, Dispholidus, Psammophis, *etc., tous plus ou moins venimeux); C, dents protéroglyphes, situées à la partie antérieure du maxillaire, sillonnées et souvent canaliculées, propres aux Élapidés et aux Hydrophidés; D, dents solénoglyphes, mobiles, canaliculées et situées à la partie antérieure du maxillaire des Vipéridés.*

▶ *Page ci-contre (au milieu, à gauche), représentation schématique de la musculature céphalique de* Vipera aspis*; ca, cervico-angulaire; di, digastrique; cc, compresseur courbe; gv, glande à venin; cd, compresseur droit; li, ligament; vm, vertébro-mandibulaire; cm, costo-mandibulaire.*

▶ *Page ci-contre (en bas, à gauche), tête de couleuvre à collier (*Natrix natrix*) avec la nomenclature des écailles céphaliques : fr, frénale ou loréale; ft, frontale; in, internasale; li, labiale inférieure; ls, labiale supérieure; ma, mentonnière antérieure; me, mentale; mp, mentonnière postérieure; na, nasale antérieure; np, nasale postérieure; pa, pariétale; po, préoculaire; pr, préfrontale; ps, postoculaire; ro, rostrale; so, supraoculaire; ta, temporale antérieure; tp, temporale postérieure; ve, ventrale. La tête est vue de côté (A), de dessus (B), et ventralement (C).*

égales. Chez certains Vipéridés les écailles de la tête sont fragmentées et semblables à celles du dos.

La couche cornée qui recouvre le corps des Ophidiens, est renouvelée, trois ou quatre fois par an : c'est le phénomène de la mue. La dépouille reproduit tous les détails externes de l'Animal, y compris les yeux, et se détache en une seule pièce; pour s'en débarrasser, le serpent se frotte contre les rochers, les buissons, etc. Après chaque mue, les couleurs de la livrée sont toujours plus vives.

Le squelette de la tête est fortement ossifié. Il comprend un carré, qui s'articule, par l'extrémité postérieure, au squamosal, et par l'extrémité antérieure à la mandibule, dont les branches sont reliées par un ligament élastique. Il n'y a pas de fosses temporales.

La colonne vertébrale est composée au maximum de cinq cents éléments. L'atlas s'articule au crâne par un seul condyle. Chaque vertèbre porte deux côtes, dont le nombre correspond habituellement à celui des écailles ventrales. Les côtes peuvent effectuer d'importants mouvements, grâce à la façon dont elles sont liées aux vertèbres et aux muscles. La ceinture scapulaire est absente, et la ceinture pelvienne, très réduite, existe seulement chez les Leptotyphlopidés, les Typhlopidés, les Aniliidés et les Boïdés.

Les yeux peuvent être très grands ou atrophiés; la pupille est ronde ou elliptique, disposée horizontalement ou verticalement. Les paupières sont remplacées par une calotte complètement transparente. L'oreille interne comprend seulement la columelle. Les serpents perçoivent uniquement les ondes sonores transmises à travers les corps solides. Tous les serpents émettent des sifflements plus ou moins perceptibles.

L'appareil olfactif est constitué essentiellement par l'organe de Jacobson, beaucoup plus perfectionné que chez les Sauriens (à l'exception des Varanidés). Son mécanisme est encore mal connu. Les sensations tactiles sont captées par de petits organes situés sur tout le corps. Chez les Crotalinés et les Boïdés, on observe entre l'œil et la narine un organe en forme de fossette, qui permet à l'Animal de ressentir les variations de température.

La bouche, par l'élasticité de ses tissus, et par l'absence de soudure à l'extrémité antérieure des deux branches de la mandibule, peut se dilater énormément, ce qui permet aux Ophidiens d'avaler des proies beaucoup plus grosses qu'eux. Les dents, crochues et remplaçables, sont implantées au bord de la mandibule, du maxillaire, du prémaxillaire, du palatin et du ptérygoïde. Les dents peuvent être pleines (aglyphes); celles de la partie postérieure du maxillaire peuvent être sillonnées et reliées à la glande parotide (opisthoglyphes); elles peuvent être canaliculées et implantées à l'extrémité antérieure du maxillaire (protéroglyphes, solénoglyphes).

Les serpents non venimeux possèdent quatre types de glandes céphaliques : glandes de Harder, reliées aux yeux, glandes nasales, en rapport avec les narines, glandes labiales inférieures et supérieures, celles-ci pouvant être modifiées en une glande temporale supérieure (Boïdés, Uropeltidés). La glande parotide est située au niveau de l'extrémité postérieure du maxillaire, au-dessus des glandes labiales, et au-dessus de la temporale antérieure, quand celle-ci existe. Les serpents pourvus de parotides et sans dents sillonnées ne sont par venimeux. Les Élapidés, Hydrophidés et Vipéridés ont la glande à venin située à la partie latéro-postérieure de la tête, entre les yeux et la commissure de la bouche; elle est très grande, en forme de bouteille, et débouche dans les dents canaliculées.

La langue, très longue, fine, bifide, peut être sortie de la bouche même lorsque celle-ci est fermée, par une gouttière située au milieu de la lèvre supérieure. Rétractée, elle est logée dans une gaine qui s'ouvre sous l'orifice de l'appareil respiratoire. Elle porte quelques papilles gustatives, et de nombreux récepteurs tactiles et olfactifs.

L'œsophage est long, et très dilatable; les glandes digestives débouchent dans l'estomac et leur action est très rapide.

Le cœur, divisé en trois cavités, a une forme allongée et se trouve très en arrière. Le poumon gauche est petit ou atrophié, le droit est fort allongé. La trachée est très longue et aboutit à la partie antérieure du plancher buccal, ce qui permet aux serpents de respirer lorsqu'ils avalent leurs proies.

L'appareil urinaire consiste en deux reins, très longs, situés l'un derrière l'autre, et deux uretères, qui débouchent séparément dans le cloaque. Il n'y a pas de vessie.

L'appareil reproducteur mâle est constitué par deux testicules très allongés, de taille différente. Il y a deux organes copulateurs, ou hémipénis, logés chacun dans une poche particulière : lors de l'érection, ils se dévaginent comme des doigts de gants; ils portent des pointes et des crochets pour se fixer dans l'organe femelle pendant la copulation. Deux glandes en relation avec l'appareil sexuel, et dont la sécrétion est très nauséabonde, aboutissent également au cloaque.

L'appareil sexuel femelle consiste en deux ovaires reliés chacun à un oviducte; le droit est le plus long et contient un plus grand nombre d'œufs. Les sacs glandulaires, situés de chaque côté du cloaque, sont toujours plus gros chez les femelles.

L'accouplement a lieu au printemps ou en automne. Les œufs, au nombre de deux à cent, à coquille parcheminée très plastique, sont blanchâtres ou jaunâtres. Ils contiennent peu d'albumine et absorbent beaucoup d'eau immédiatement après la ponte. L'incubation se fait grâce à la chaleur ambiante; seules les femelles des Boïdés couvent leurs œufs en s'enroulant autour d'eux. Pour sortir de l'enveloppe, les petits se servent de la dent de l'œuf, qui tombe immédiatement après la naissance. Les Vipéridés, ainsi que certains Élapidés et Hydrophidés, sont ovovivipares ou vivipares.

Tous sont carnivores, et les proies sont avalées en commençant par la tête.

Les serpents habitent pratiquement tous les milieux, du niveau de la mer jusqu'à 4 600 m d'altitude. La limite septentrionale extrême de l'aire est atteinte par *Vipera berus,* qui va au-delà du cercle polaire arctique; la limite méridionale extrême est atteinte par *Philodryas scotti,* d'Amérique du Sud (44° de latitude sud). En captivité, les Ophidiens atteignent au maximum l'âge de quarante ans.

Les **Typhlopidés** *(Typhlopidae)* sont parfois considérés, en raison de la forme de leur squelette et de leur crâne, non pas comme des serpents, mais comme des Sauriens. Ils ont les yeux sous les écailles. La tête, le tronc et la queue sont à peu près cylindriques. Les os du crâne sont complètement soudés les uns aux autres. La ceinture pelvienne est rudimentaire. Les narines ainsi que la bouche sont minuscules. La mandibule ne possède pas de dents. Le tronc et la queue sont couverts d'écailles cycloïdes. La taille va de 10 à 90 cm.

La famille, représentée par les genres *Typhlops, Anomalepis, Helminthophis, Liotyphlops* et *Typhlophis,* est répandue dans toutes les régions chaudes du monde.

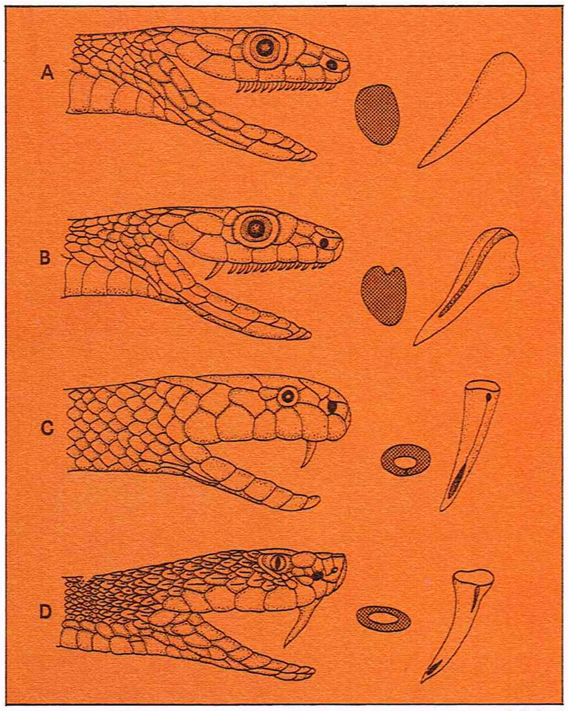
Le genre le plus riche est *Typhlops,* avec environ deux cents espèces d'Afrique, de Madagascar, d'Asie du Sud-Est, des Antilles, d'Australie et d'Amérique tropicale. *T. vermicularis* habite le sud-ouest de l'Europe et le sud-ouest de l'Asie. Long de 33 cm, il est nocturne, et habite aussi bien les lieux chauds et humides que les lieux désertiques. Pour se déplacer, il s'aide de la pointe caudale qui sert d'appui sur le sol. La reproduction se fait par des œufs assez gros par rapport à la taille de l'Animal. Ils sont pondus dans le sol. La seule espèce ovovivipare semble être *T. diardi,* d'Asie du Sud-Est, qui atteint 45 cm de longueur.

Les **Leptotyphlopidés** *(Leptotyphlopidae)* ont un aspect semblable à celui des Typhlopidés mais le maxillaire est dépourvu de dents, tandis que la mandibule en possède de très petites. La taille varie de 10 à 30 cm, pour un diamètre de 1,2 cm.

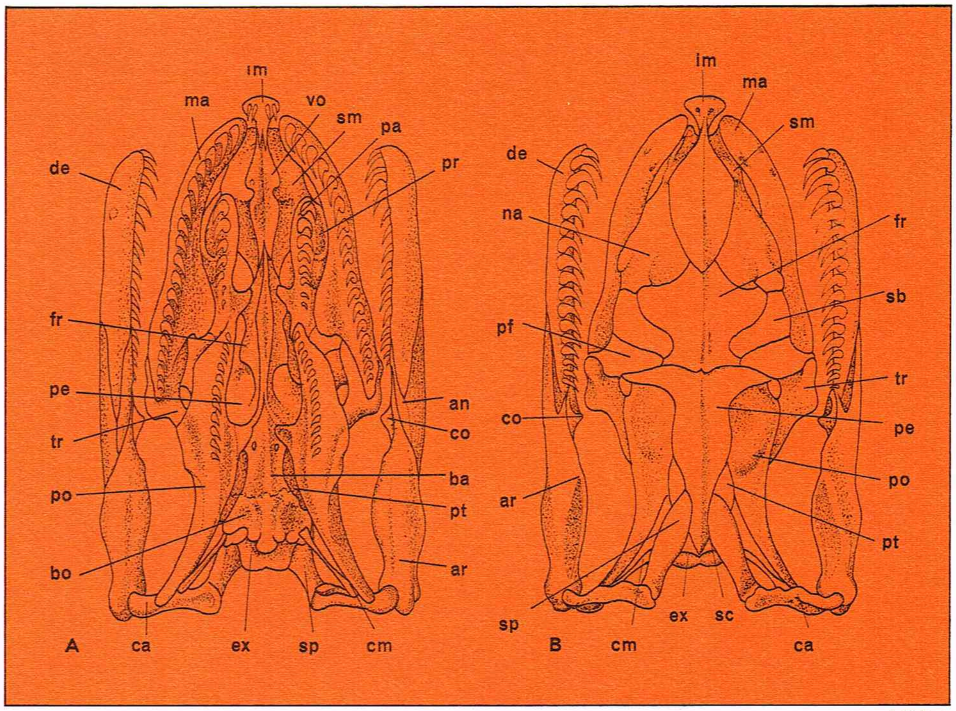
Ils habitent les zones chaudes d'Asie et d'Afrique, les Antilles et les deux Amériques. Ils vivent dans le sol, et mangent des larves d'Insectes, des fourmis et des termites.

La famille comprend un seul genre, avec quelques espèces, dont la plus grande est *Leptotyphlops macrolepis,* du Venezuela, et dont l'une des plus petites est *L. emini* du nord-est de l'Afrique.

Les **Aniliidés** *(Aniliidae)* ne dépassent pas 1 m. Ils ont la tête peu distincte du cou. Les yeux sont petits. Le tronc est cylindrique, avec des écailles ventrales à peine différenciées des dorsales. La queue est courte et trapue, et très semblable à sa tête. Les os crâniens sont soudés; le carré est très court. La ceinture pelvienne est très rudimentaire, on remarque des appendices à peu

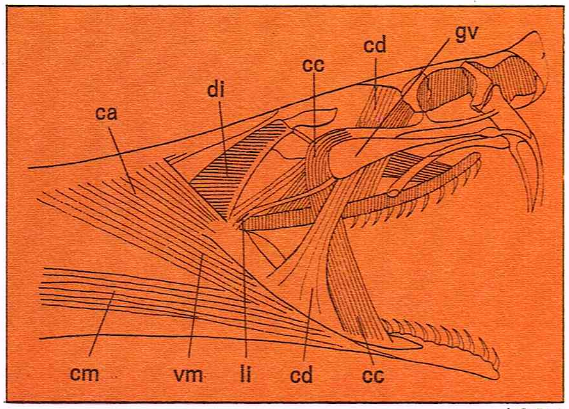


I.G.D.A.



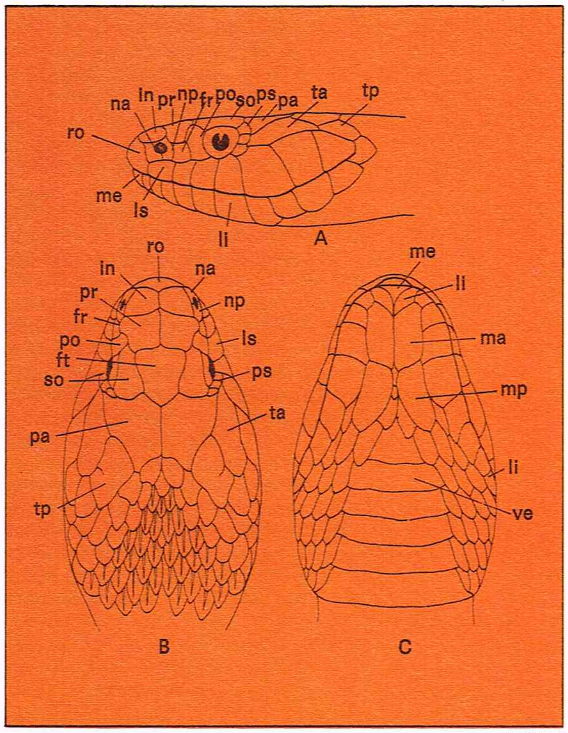
I.G.D.A.

▲ *Squelette d'un crâne de Python, vue de dessous (A) et de dessus (B) : ma, maxillaire; im, intermaxillaire; vo, vomer; sm, septo-maxillaire; pa, palatin; pr, préfrontal; an, angulaire; co, coronoïde; ba, basisphénoïde; pt, prootique; ar, articulaire; cm, columelle; sp, os supra-temporal; ex, exoccipital; ca, carré; bo, basioccipital; po, ptérygoïde; tr, transverse; pe, pariétal; fr, frontal; de, dentaire; sb, supra-orbitaire; sc, supra-occipital; pf, postfrontal; na, nasal.*

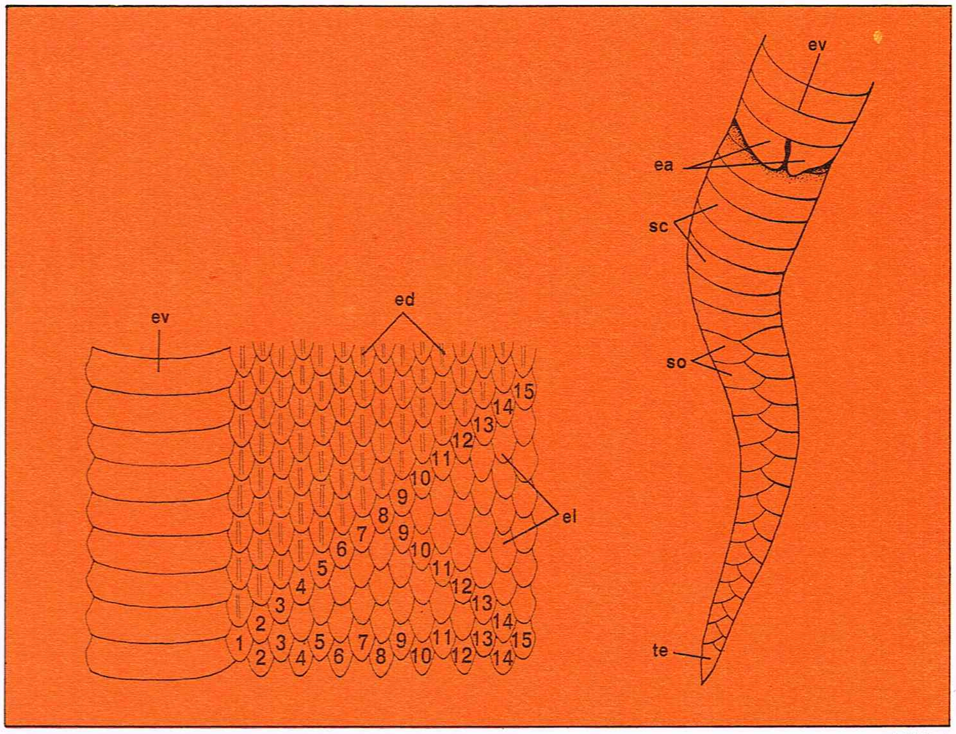


I.G.D.A.

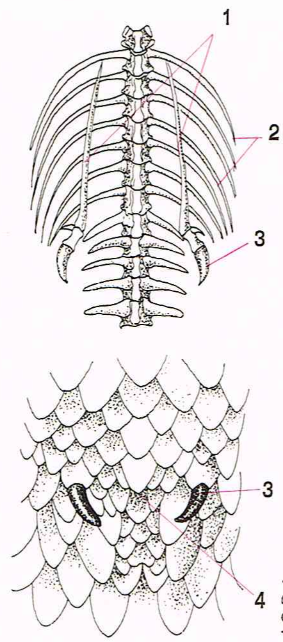
▼ *Principaux caractères morphologiques du tronc, de la queue et du ventre des Ophidiens : ev, écailles ventrales ou gastrostèges; ed, écailles dorsales carénées; el, écailles dorsales lisses; les nombres 1 à 15 indiquent la manière de compter les écailles dorsales; ea, écaille anale; sc, écailles sous-caudales ou urostèges simples; so, écailles sous-caudales ou urostèges doubles; te, écaille terminale.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.



I.G.D.A.

▲ ***Ceinture pelvienne et squelette appendiculaire d'un* Python *(en haut) et partie externe de la même région, où l'on peut voir les vestiges de membres postérieurs faisant saillie : 1, ceinture pelvienne; 2, côtes; 3, vestiges des pattes postérieures; 4, anus.***

près cylindriques sur les côtés du cloaque. Fouisseurs, ces Reptiles ne vont en surface que la nuit ou durant les journées très nuageuses. Ils se nourrissent de Vers, de serpents et d'Insectes. Ils sont ovovivipares. La famille compte trois genres : *Anilius* d'Amérique du Sud, *Anomalochilus* et *Cylindrophis,* du sud-est de l'Asie.

Les **Uropeltidés** *(Uropeltidae)* ont les os du crâne solidement soudés. Ils ont une petite tête, non distincte du cou, avec des yeux minuscules. Le tronc est cylindrique, trapu, peu flexible. La queue est très courte. Les Uropeltidés sont ovovivipares.

Leur nourriture consiste essentiellement en Vers et larves d'Insectes. Ils ne dépassent jamais 60 cm et sont totalement inoffensifs. On les trouve dans la péninsule indienne et à Ceylan où ils vivent dans des lieux boisés entre 1 000 et 2 000 m d'altitude. On en connaît divers genres.

Chez les formes les plus simples, la pointe de la queue est aplatie latéralement. Chez *Plectrurus,* elle a deux pointes aiguës; chez *Melanophidium,* l'écaille terminale possède deux crêtes; chez *Uropeltis,* toute l'extrémité de la queue est aplatie et inclinée. Enfin, dans le genre le plus évolué, *Rhinophis,* l'extrémité caudale forme une sorte d'écusson épais et rugueux. La queue sert à forer le sol et à obstruer l'entrée des galeries.

Les **Xénopeltidés** *(Xenopeltidae)* sont caractérisés essentiellement par la constitution du crâne : les os crâniens sont soudés; le prémaxillaire et le maxillaire présentent de petites dents.

La seule espèce de la famille est *Xenopeltis unicolor* qui habite l'Asie du Sud-Est et mesure jusqu'à 1 m de long. Crépusculaire et nocturne, cet Animal passe la plupart de son temps sous terre. Il se nourrit d'Insectes et de Mammifères.

Les **Acrochordidés** *(Acrochordidae),* ou serpents d'eau, ont des écailles dorsales peu ou pas imbriquées et des ventrales qui peuvent être minuscules ou semblables aux écailles dorsales, ou élargies transversalement. Les narines sont très rapprochées l'une de l'autre et situées à la partie supérieure du museau.

Ces serpents vivent dans l'eau des rivières et des lacs, et parfois en mer jusqu'à 50 à 80 km de la côte. Lors des journées particulièrement chaudes, ils se cachent à la base des plantes aquatiques, le long des rives. La nuit, ils vont à la recherche de proies, essentiellement des Amphibiens ou des Poissons. Nageurs remarquables, ils peuvent rester en plongée plus d'une demi-heure; la position particulière des narines leur permet de respirer sans avoir à sortir la tête de l'eau. Ils sont ovovivipares, et les petits sont mis bas dans l'eau, dans de petits trous cachés par les plantes aquatiques. Très vifs et facilement irritables, ils attaquent brusquement; la morsure est inoffensive car ils ne possèdent pas de dents canaliculées ni de glandes à venin.

▼ **Python molurus,** ***le python molure, atteint 7,50 m de long.***

A. Margiocco



La famille comprend un petit nombre d'espèces habitant l'Asie du Sud-Est et l'Amérique centrale *(Notopsis).*

L'espèce la plus grande, *Acrochordus javanicus,* atteint 1,80 m. *Chersydrus granulatus* est le plus spécialisé pour la vie aquatique : il possède une carène longitudinale au milieu du ventre.

Les **Boïdés** *(Boidae)* sont les serpents les plus archaïques. Ils ont une ceinture pelvienne très réduite, et deux petits fémurs, recouverts à leur extrémité d'une substance cornée, et faisant saillie sur les côtés du cloaque. Les vertèbres atteignent le nombre record de quatre cent trente-cinq *(Python molurus).* Les deux poumons sont bien développés. Les écailles sont assez petites, par comparaison avec la taille du corps. La queue est souvent préhensile. Ce sont les plus grands Serpents existants; ils peuvent atteindre 10 m *(Python reticulatus).* Les plus grandes espèces sont arboricoles, les plus petites sont terrestres. Les Boïdés tuent les proies et les étouffent par enroulement, grâce à leur puissante musculature.

La famille, avec un nombre modeste de genres (vingt-deux) et près de cent espèces, est répandue sur tous les continents, et plus particulièrement en Amérique, en Afrique et en Asie. Elle est divisée en trois sous-familles, les Loxocéminés, les Pythoninés et les Boïnés.

Les *Loxocéminés (Loxoceminae)* comptent un seul genre, *Loxocemus,* fouisseur dont la biologie est mal connue. *L. bicolor,* du sud du Mexique et du Costa Rica, dépasse rarement 1 m.

Les *Pythoninés (Pythoninae)* renferment plusieurs genres tous ovipares.

Python sebae peut atteindre 7,30 m; il habite une grande partie de l'Afrique, au sud du Sahara, dans les endroits riches en végétation, sur les bords des marécages, dans les clairières herbeuses, etc. La nuit, il chasse de petites antilopes, des Rongeurs et des Oiseaux. Une fois par an, la femelle pond plus de cent œufs, dans un lieu caché et humide, sur lesquels elle se love jusqu'à l'éclosion sans prendre de nourriture.

P. reticulatus habite l'Asie du Sud-Est et toutes les grandes îles des Indes orientales jusqu'aux Philippines. Il ne dépasse généralement pas 5 m et peut peser 113 kg. Il vit dans la jungle humide, chasse au crépuscule ou pendant la nuit des antilopes, des singes, des Rongeurs et de petits Carnivores. Attaqué par l'homme, il réagit en cherchant à mordre de ses longues et puissantes dents. Il nage très bien, même en mer : c'est l'un des premiers Reptiles ayant repeuplé l'île de Krakatoa en 1883 après l'éruption du volcan. La femelle pond sur le sol ou dans de gros troncs creux, puis se love au-dessus de ses œufs.

P. molurus, le python molure, atteint 7,50 m. Il habite l'Inde, Ceylan, la Birmanie et les Indes orientales.

P. regius, le python royal, long de 1,50 m, habite l'Afrique occidentale. Quand il est dérangé, il se roule en boule, en cachant sa tête à l'intérieur.

P. curtus, qui mesure 2,70 m, habite l'Indonésie, le long des cours d'eau, où il chasse des Rongeurs.

P. spilotes, ou *Morelia argus,* habite l'Australie et la Nouvelle-Guinée. Il vit sur les arbres, le long des torrents et des rivières, et se nourrit de rats, de lapins et d'Oiseaux. Il dépasse 3,55 m.

L'espèce la plus rare du genre est *P. timorensis,* endémique à Timor, et qui atteint 3 m.

Un genre fouisseur, *Calabaria,* vit en Afrique occidentale. Il atteint rarement 1 m.

Dans la région australienne, aux Moluques, en Nouvelle-Guinée et dans l'archipel Bismarck vivent six espèces du genre *Lialis.* Elles peuvent atteindre 6 m, habitent dans les mangroves et se nourrissent d'opossums. Les *Aspidites,* longs de près de 2,40 m, sont endémiques en Australie. Ils se nourrissent de serpents même venimeux.

En Nouvelle-Guinée vit l'unique espèce du genre *Chondropython,* qui est muni d'une queue préhensile.

Les *Boïnés (Boinae)* ont des femelles ovovivipares. *Constrictor constrictor,* le boa constricteur, habite les zones paludéennes riches en végétation du sud du Mexique à l'Argentine. Il chasse des Oiseaux et des Mammifères. Son ennemi naturel est le jaguar. Il atteint 5,50 m.

Des explorateurs assurent avoir vu des spécimens d'anaconda *(Eunectes murinus)* de 19 m à 21 m; les squelettes et les individus conservés dans les musées ne dépassent jamais 7,30 m. Le diamètre du corps est toujours supérieur à celui des espèces des genres *Python* et *Constrictor.* Répandu du bassin de l'Orénoque à l'Ama-



J. Six

▲ **Constrictor constrictor**, *le boa constricteur, chasse les Oiseaux et les Mammifères; son ennemi naturel est le jaguar.*

zonie et à la Guyane, l'anaconda vit près des cours d'eau des immenses forêts tropicales; il se place sur les branches s'étendant à peu de distance de l'eau. Il se nourrit d'Oiseaux et de Mammifères de petite et moyenne taille. Pacifique comme tous les Boïdés, il est très dangereux si l'on essaye de le capturer.

Epicrates angulifer, le plus grand Ophidien de Cuba, atteint près de 3,60 m. Cette espèce est en voie d'extinction par suite de l'accroissement continuel des cultures de canne à sucre.

Au Costa Rica et au Brésil vit *E. cenchris,* le boa arc-en-ciel, long de 1,80 m.

E. striatus chasse activement les rats. Il habite les îles Bahamas et Saint-Domingue. Il mesure jusqu'à 2,50 m.

Boa canina, le boa canin, peut atteindre 1,50 m. Sa tête est très grande. Arboricole et très doux, il habite les forêts de Guyane et du Brésil.

De forme semblable au précédent, mais très agressif, *B. cookii* se trouve dans le nord de l'Amérique du Sud. Il est arboricole et se nourrit d'Oiseaux; il atteint 1,50 m.

Dans les régions méditerranéennes vivent les espèces du genre *Eryx,* en majorité fouisseuses, nocturnes, ovipares, de faible taille (40 à 80 cm).

E. jaculus se trouve dans le sud-est et l'est de l'Europe, en Asie et en Afrique du Nord.

E. miliaris semble confiné aux zones sablonneuses des rivages de la Caspienne et en Asie centrale.

Sanzinia madagascariensis habite les forêts de Madagascar. Il se nourrit exclusivement d'Oiseaux. Il mesure jusqu'à 2 m de long.

Les *Lichanura* habitent les régions semi-désertiques du sud-ouest des États-Unis et du nord-ouest du Mexique; ils atteignent au maximum 90 cm.

Les **Colubridés** *(Colubridae)* forment la plus vaste famille du sous-ordre des Ophidiens. On répartissait

▼ *Arboricole et très doux,* **Boa canina** *habite les forêts de Guyane et du Brésil.*



J. H. Tashjian

A. Margiocco



▲ Eryx johni, *espèce fouisseuse de l'Inde.*

▼ *Couleuvre du genre* Natrix, *probablement un hybride entre* N. maura *et* N. tessellata.



A. Margiocco

naguère les espèces en trois groupes : les Aglyphes (à dents pleines), les Protéroglyphes (à dents sillonnées situées à l'avant du maxillaire), et les Opisthoglyphes (possédant deux ou trois dents canaliculées, situées à la partie postérieure du maxillaire), chacun de ces groupes étant à son tour divisé en plusieurs sous-familles, que certains auteurs élevèrent par la suite au rang de familles.

Les *Xénoderminés (Xenoderminae)* constituent un petit groupe vivant aux Indes occidentales et dans le sud-est de l'Asie. Ils sont caractérisés par des labiales à bord postérieur relevé.

Xenodermus javanicus, de Java, possède des écailles non imbriquées. Il vit dans les sols meubles et humides et se rend souvent dans les rizières ou dans les champs irrigués. Il se nourrit de grenouilles.

Les *Homalopsinés (Homalopsinae)* sont un petit groupe d'opisthoglyphes, qui vivent dans les eaux douces et saumâtres des côtes tropicales asiatiques, allant à l'est jusqu'au nord de l'Australie. Ils sont tous ovovivipares et possèdent entre les narines et la bouche une valvule qui leur permet de plonger dans l'eau.

Enhydris est le genre le plus abondant. *E. bocourti* dépasse 90 cm de longueur.

Du point de vue morphologique, *Herpeton,* genre habitant les côtes de la Thaïlande et de l'Indochine, est remarquable par ses deux appendices squameux sur le museau. Les *Fordonia* et les *Cerberus* vivent en symbiose avec certains crabes, dans les plaines alluvionnaires des côtes septentrionales de Java. Les *Fordonia* se nourrissent de Crustacés et les *Cerberus* de Poissons.

L'espèce la plus volumineuse (1 m) est *Homalopsis buccata,* largement répandue sur les côtes du sud-est de l'Asie et des îles des Indes orientales où elle vit dans la zone des marées.

Les *Natricinés (Natricinae)* comprennent les couleuvres d'eau *(Natrix),* absentes seulement en Amérique du Sud, en Afrique centro-méridionale et en Australie, ainsi que les serpents-jarretières *(Thamnophis),* qui sont les Ophidiens les plus communs d'Amérique du Nord. Les espèces de cette sous-famille ont les écailles dorsales toujours nettement carénées.

Natrix maura, la couleuvre vipérine, vit en France, dans le sud-ouest de la Suisse, le nord-ouest de l'Italie, peut-être en Sicile, dans la péninsule Ibérique, les îles Baléares, la Sardaigne et le nord-ouest de l'Afrique. Le mâle mesure au plus 83 cm de long et la femelle jusqu'à 1 m. Uniquement aquatique, cette couleuvre vit dans les étangs, les marais et les ruisseaux riches en végétation aquatique. En montagne, on la trouve dans les torrents froids jusqu'à 2 300 m d'altitude (Maroc). Lors des journées humides et pluvieuses, elle va aussi dans les prés et sur la terre nue. Elle vit en colonies, se nourrit de Poissons et d'Amphibiens. Elle passe l'hiver dans des trous s'ouvrant à fleur d'eau ou sous de gros rochers. Les amours ont lieu en mai et en automne. La femelle pond dans de petites cavités. Timide et inoffensive, cette couleuvre se défend en aspergeant l'agresseur d'une substance malodorante.

N. natrix, la couleuvre à collier, habite l'Europe, le nord-ouest de l'Afrique et l'ouest de l'Asie. Sa longueur totale maximale est de 1,10 m pour les mâles, et de 2 m pour les femelles. Moins inféodée à l'eau que l'espèce précédente, elle vit dans les ruisseaux, les torrents, les marécages, les bois de feuillus, les prés, les champs, etc., et même en mer, où elle va jusqu'à 40 km de la côte. Elle vit du niveau de la mer jusqu'à 2 500 m d'altitude (Alpes). Elle est agile, vive, peu agressive ; elle pousse de longs sifflements et émet un liquide nauséabond. Elle se nourrit d'Amphibiens, de Poissons, de Mollusques et de petits Oiseaux. Les vieilles femelles habitent toujours loin de l'eau et se nourrissent uniquement de crapauds. La femelle pond dans des lieux chauds et humides. Souvent, plusieurs femelles pondent au même endroit.

N. tessellata habite l'est de l'Europe et l'Asie centro-occidentale. La longueur maximale est de 0,62 m pour les mâles, et 1,20 m pour les femelles.

Les espèces américaines sont ovovivipares. L'espèce la mieux connue aux États-Unis est *N. sipedon.*

Les *Thamnophis,* en Amérique du Nord, vivent le long des cours d'eau et se nourrissent de tout Animal qu'ils peuvent rencontrer.

Les *Sibynophinés (Sibynophinae)* sont caractérisés par un long dentaire armé de minuscules dents. On les rencontre à Madagascar *(Parasibynophis),* dans le Sud-

Est asiatique *(Sibynophis)* et en Amérique centrale *(Scaphiodontophis)*.

Les *Colubrinés (Colubrinae)* comprennent la majeure partie des serpents et sont cosmopolites. Ils présentent des hypapophyses tout à fait réduites, des narines latérales, des plaques ventrales très développées, et une tête couverte de larges écailles régulières. Ils possèdent deux ou trois dents canaliculées à la partie postérieure du maxillaire. La queue est longue et fine; on remarque un léger affinement du corps, à la moitié du tronc et vers le cou, accompagné de réduction de taille des écailles.

Coluber hippocrepis habite la péninsule Ibérique, le nord-ouest de l'Afrique, l'île de Pantelleria et la Sardaigne. Elle mesure au maximum 1,60 m. Elle vit dans les lieux arides et ensoleillés, où elle fréquente les zones rocheuses et les ruines. Elle est vive, irascible, sauvage et prompte à la défense. On la trouve du niveau de la mer jusqu'à 2 000 m d'altitude. Ses mœurs ressemblent à celles de la couleuvre vert et jaune, *C. viridiflavus*, qui mesure au maximum 1,90 m. Cette espèce du sud-ouest de l'Europe vit dans des lieux très variés. Diurne, très vive, ombrageuse et sauvage, elle résiste très bien à des variations thermiques importantes. C'est le dernier des Ophidiens européens à entrer en léthargie hivernale. L'accouplement a lieu à la fin de mai ou au début de juin. La ponte se fait à la fin de juin ou en juillet, mais est parfois retardée jusqu'au début de septembre. Les œufs sont pondus dans des replis du sol aux endroits bien exposés au soleil, ou sous les buissons, ou encore dans les lits sablonneux des torrents à sec. L'incubation dure de six à huit semaines. Ce serpent se nourrit de rats, de lézards, de Scincidés, d'Oiseaux au nid, de serpents, d'Amphibiens et de petits Mustélidés. Il vit du niveau de la mer jusqu'à 2 000 m d'altitude.

C. gemonensis est semblable à la couleuvre vert et jaune par l'aspect et les mœurs; on l'a même confondue avec elle. Elle habite des Balkans jusqu'en Istrie, la côte adriatique, le Péloponnèse, et la Crète. Elle mesure au maximum 1,10 m.

C. jugularis, qui dépasse 1,50 m, habite le sud-est de l'Europe et l'ouest de l'Asie.

C. najadum, le serpent d'Europe le plus rapide, habite au Caucase, dans le nord-ouest de la Perse, en Asie Mineure, dans les Balkans, les îles Ioniennes, et les grandes îles de la mer Égée proches de la côte (mais pas en Crète).

Coronella austriaca, la coronelle lisse, est répandue en Europe moyenne et méridionale, ainsi qu'en Asie Mineure jusqu'à 2 500 m d'altitude. La longueur maximale des mâles est de 83 cm. Cette espèce fréquente les lieux secs et ensoleillés, bordés par des broussailles ou des bois. Diurne, lente et très vorace, elle se nourrit de Rongeurs, de Sauriens et de serpents (même de ses propres petits). Elle est ovovivipare.

C. girondica, la coronelle girondine, habite l'Italie continentale et péninsulaire, le midi de la France, la péninsule Ibérique, le nord-ouest de l'Afrique. Elle vit dans les zones dégagées, en plaine, dans les forêts des collines, et dans les lieux secs en montagne, jusqu'à 3 700 m d'altitude. Elle est ovipare. Matinale et crépusculaire, elle se nourrit principalement de lézards.

Elaphe longissima, la couleuvre d'Esculape, habite l'Europe moyenne et méridionale, ainsi que l'Asie Mineure. Elle a une prédilection pour les lieux caillouteux couverts d'une maigre végétation, les broussailles et les prairies. On la rencontre jusqu'à 1 800 m d'altitude. Arboricole, rapide, diurne, elle est peu agressive, se nourrit de Rongeurs, d'Oiseaux, de Sauriens et d'œufs. La femelle pond en été, dans la mousse ou dans la terre humide.

E. quatuorlineata habite le sud-est de l'Europe et l'ouest de l'Asie. Elle peut atteindre 2,40 m. Elle habite les champs, les prairies, les broussailles, les taillis et les forêts de feuillus, jusqu'à 1 300 m d'altitude; elle est aussi arboricole. Diurne, peu coléreuse, timide, elle se nourrit d'œufs, de Rongeurs, de lézards et d'Oiseaux au nid.

E. scalaris, la couleuvre à échelons, habite la péninsule Ibérique, la zone méditerranéenne de la France, les îles d'Hyères et Minorque. Elle peut atteindre 1,60 m. Elle fréquente les lieux à végétation rare, les vignes et autres endroits ensoleillés; elle est également arboricole. Rapide et vive, elle se nourrit de micromammifères, de petits Reptiles, d'Oiseaux au nid et d'œufs.



A. Margiocco



J. H. Tashjian

▲ ***En haut, femelle de couleuvre à collier* (Natrix natrix helvetica) *mangeant une salamandre; la glande parotide de cette couleuvre fonctionne comme glande à venin (non dangereux pour l'homme). En bas,* Thamnophis elegans, *un serpent-jarretière.***



G. Papini

◀ **Coluber viridiflavus, *espèce commune d'Europe.***



Kramer

▲ **Elaphe longissima,** ***la couleuvre d'Esculape, commune en Europe et en Asie occidentale.***

On peut citer d'autres élaphes : *E. situla*, la couleuvre léopard, qui habite Malte, la Sicile, l'Italie du Sud, les Balkans, la Turquie, le Caucase et la Crimée. Elle peut atteindre 1,20 m environ.

E. guttata, des États-Unis, qui peut atteindre exceptionnellement 1,80 m.

E. taeniura habite la Chine, la Mandchourie, la Thaïlande, l'Inde et les îles de la Sonde.

Spilotes pullatus, d'Amérique du Sud, peut gonfler l'avant du tronc, grâce à l'absence de supports cartilagineux dans la membrane élastique qui recouvre la partie supérieure de la trachée.

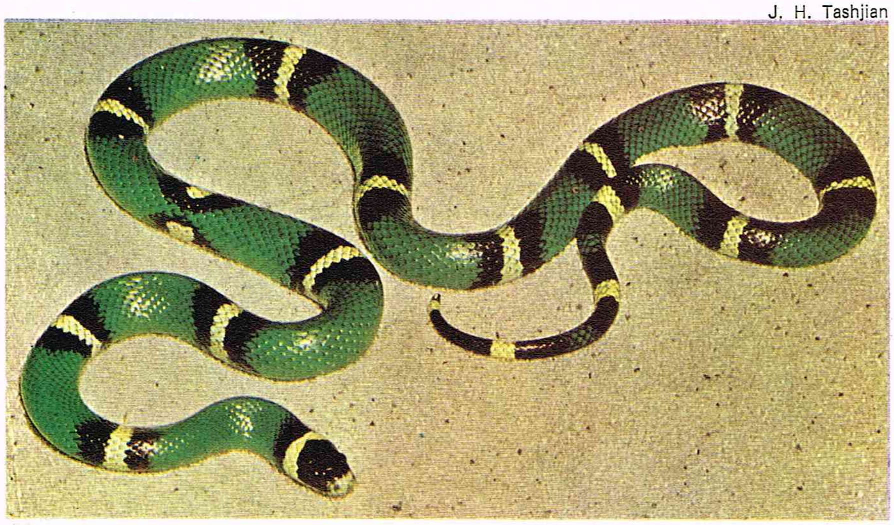
Lorsqu'il est irrité, *Heterodon contortrix*, le serpent à groin, se livre à des contorsions, et se renverse la bouche grande ouverte, comme s'il était mort.

Les *Lampropeltis*, qui habitent du Canada à l'Équateur, sauvages et agressifs, sont longs d'environ 1 m. Crépusculaires et nocturnes, ils vivent aussi bien dans les forêts que dans les lieux découverts ou au bord des cours d'eau. Ils tuent par constriction et par morsure des micromammifères, des Oiseaux, des Amphibiens et des serpents.

Macroprotodon cucullatus, la couleuvre à capuchon, habite la péninsule Ibérique, les Baléares, Lampedusa et Galita, et de l'Afrique du Nord jusqu'en Palestine méridionale; on la rencontre jusqu'à 1 800 m d'altitude. Elle peut atteindre 60 cm. Agile, vive et nocturne, elle vit dans les lieux découverts, caillouteux et à maigres buissons. Elle se nourrit de lézards et de rats.

▼ ***On observera la belle livrée de*** **Lampropeltis doliata** ***(Colubridés).***

J. H. Tashjian



Malpolon monspessulanus, la couleuvre de Montpellier, habite le sud de l'Europe, l'Afrique du Nord et l'Asie occidentale. Les femelles peuvent atteindre 2,50 m de longueur. Diurne, arboricole, vive et irritable, cette couleuvre vit dans les endroits secs. Irritée, elle émet de puissants sifflements. Cette espèce se nourrit de Rongeurs, d'Oiseaux, de Sauriens et de serpents.

On rencontre en Afrique du Nord, en Arabie, en Irak et en Perse une espèce voisine, *Malpolon moilensis*.

Langaha nasuta, de Madagascar, possède, au bout du museau, un appendice, obtusément pointu chez les mâles, et en forme de crête chez les femelles.

On rencontre en Indonésie *Boiga dendrophila*, le serpent de mangrove. Il peut atteindre 2,10 m. Il est strictement arboricole : c'est un grand chasseur d'Oiseaux, de Sauriens et de serpents.

Clelia clelia habite l'Amérique du Sud. Il atteint près de 2,40 m. Extrêmement agile, il se nourrit presque uniquement de serpents, ce qui le fait apprécier des habitants.

Ramphiophis rostratus, des broussailles africaines, sauvage et dangereux, doit son nom à la forme de son museau, nettement recourbé vers le bas.

Les espèces du genre *Psammophis* sont nombreuses en Afrique et en Asie méridionale. *P. sibilans*, la plus répandue, habite entre le tropique du Cancer et le cap de Bonne-Espérance.

Thelotornis kirtlandii a pour caractères particuliers l'extrême finesse du tronc et de la queue, le grand allongement de la tête, un ventre caréné. C'est un grand chasseur d'Oiseaux. Il habite l'Afrique tropicale et du Sud.

Le plus venimeux des opisthoglyphes est *Dispholidus typus* d'Afrique du Sud tropicale. Cette espèce arboricole est longue de près de 1,80 m. Il se nourrit d'Oiseaux. Le dimorphisme sexuel est très marqué chez cette espèce.

Les serpents volants, du genre *Chrysopelea*, habitent l'Asie du Sud-Est; ils peuvent passer d'une branche à l'autre ou descendre à terre sans se servir de supports : soulevant les côtes dorsales et dilatant le dos transversalement, ils se lancent en l'air et planent quelque temps. Ils peuvent aussi grimper sur les troncs verticaux à écorce rugueuse.

Les *Tantilla*, d'Amérique du Nord, vivent sous les pierres ou dans les tas de Végétaux en putréfaction, et se nourrissent de Myriapodes et d'Insectes.

Les membres de la sous-famille des *Dipsadinés (Dipsadinae)* ont un maxillaire court et pourvu de quelques dents pleines. Ils possèdent une glande parotide, mais sont dépourvus de dents cannelées. La sous-famille comprend trois genres et quelques espèces, répandues du Mexique au Brésil. Longs au maximum de 70 cm, ils vivent dans les forêts, parmi la végétation; ils se nourrissent d'Insectes et de Mollusques.

La sous-famille des *Paréinés (Pareinae)* habite l'Asie du Sud-Est et les Indes orientales. Les genres *Aplopeltura* et *Pareas* sont totalement inoffensifs; surtout nocturnes, ils vivent aussi bien à terre que sur les arbres et sont ovipares.

Les *Dasypeltinés (Dasypeltinae)* ont pour caractéristique d'avaler des œufs dont le diamètre est deux ou trois fois plus gros que celui de leur tête. La bouche et le cou sont très dilatables et les hypapophyses des premières vertèbres sont très développées et coupantes. Passant à travers la paroi dorsale de l'œsophage, elles font saillie dans le tronçon initial du tube digestif. L'œuf avalé est coupé longitudinalement par ces pointes, puis brisé complètement par suite des contractions des muscles du cou; la coquille reste dans l'œsophage et est rejetée une heure après la déglutition de l'œuf.

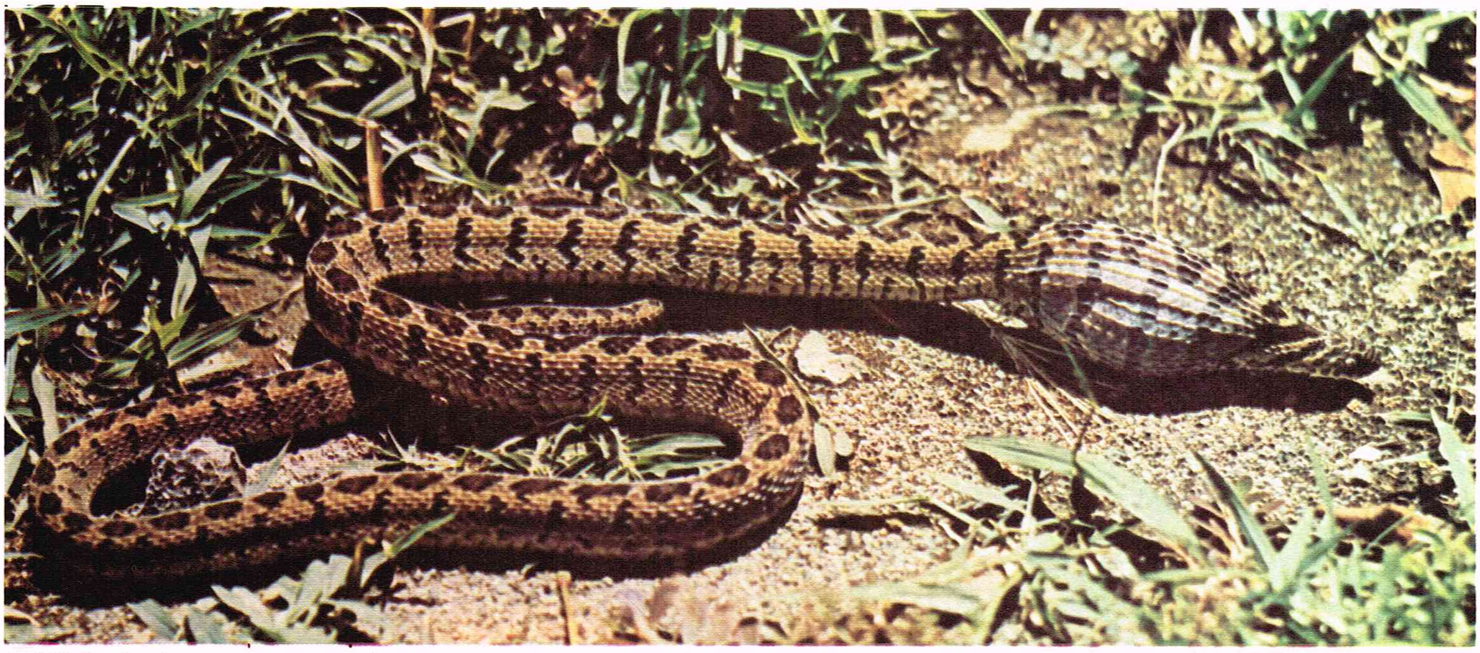
Dasypeltis scaber habite l'Afrique, des confins méridionaux du Sahara au cap de Bonne-Espérance. Il vit dans les broussailles arides et est actif soit le jour, soit la nuit. Il atteint 70 cm de long; son sens gustatif est assez développé : en léchant la coquille d'un œuf avec la langue, il peut savoir s'il est bon ou pourri.

La sous-famille des *Atractaspinés (Atractaspinae)*, placée il y a peu de temps dans la famille des Vipéridés, est considérée aujourd'hui comme faisant partie des Colubridés, grâce à des travaux récents sur la musculature, les vertèbres et la structure de la glande venimeuse.

Les Atractaspinés ont besoin de beaucoup d'humidité; on les trouve surtout dans les broussailles ou dans les zones riches en eau, et ils aiment rester sous l'humus ou dans le sol. Ils en sortent au crépuscule. La nuit, et



J. et M. Fievet - Jacana



J. et M. Fievet - Jacana

▲ **Dasypeltis scaber** ***avalant un œuf dont le diamètre est deux à trois fois plus gros que celui de sa tête.***

plus rarement pendant les journées pluvieuses, ils chassent des Typhlopidés, des Leptotyphlopidés, de petits Amphibiens, et sans doute aussi des Insectes et des micromammifères. Ils ne sont pas agressifs, mais réagissent de façon brusque quand ils sont dérangés. Ils sont ovipares.

Le genre *Atractaspis,* qui compte seize espèces, est répandu en Palestine, dans la péninsule Arabique, et dans toute l'Afrique, sauf dans les régions occidentales situées au nord du Sahara. Ces espèces ne dépassent pas 60 cm de longueur.

Les **Élapidés** *(Elapidae)* sont pourvus de crochets sillonnés à l'extrémité du maxillaire supérieur. Ils sont caractérisés par la présence d'hypapophyses sur l'ensemble des vertèbres du tronc, un sulcus spermatique bifide et l'absence de fossettes sur les écailles.

Toutes les espèces possèdent une glande à venin, de chaque côté de la tête, habituellement au-dessus de la commissure buccale, et s'étendant jusqu'à la base des dents canaliculées. Dans le genre *Maticora* ces glandes sont très longues et vont de la base des dents jusqu'à proximité du cœur. Le venin des Élapidés est neurotoxique.

Les Élapidés ont une morphologie et des mœurs très variables. Ce sont les plus grands et les plus dangereux des serpents venimeux. Ils habitent tous les continents, sauf l'Europe, mais constituent la quasi-totalité de la faune ophidienne de l'Australie. Certains auteurs divisent cette famille en deux sous-familles à biologie très différente; les Élapinés et les Hydrophinés. Nous les considérerons ici comme deux familles distinctes.

Naja naja, le cobra indien, habite le sud de l'Asie et l'archipel indo-australien. Ses pupilles sont rondes et ses écailles totalement lisses. Il mesure au maximum 1,90 m. Le dessin du cou, lorsque celui-ci est dilaté, rappelle une paire de lunettes. Ce cobra vit dans la jungle, les zones semi-désertiques, rocheuses, et les rives des cours d'eau. Crépusculaire et nocturne, il passe le jour à l'abri de la végétation. Il se nourrit de micromammifères, de Sauriens, d'Amphibiens et d'Oiseaux, qu'il poursuit et capture souvent à proximité des habitations. Il n'est pas aussi agressif que certains autres *Naja,* mais il est facilement irritable. Un homme adulte mordu par un gros individu meurt en une à six heures. Les ennemis naturels de *N. naja* sont les Rapaces diurnes et les mangoustes.

N. haje, le cobra commun, est répandu dans toute l'Afrique et dans la péninsule Arabique. On le rencontre jusqu'à 2 000 m d'altitude. Diurne et nocturne, il chasse des Rongeurs, des Reptiles, des Oiseaux et des Insectes. Il est ovipare. Il est encore plus venimeux que le cobra indien.

N. melanoleuca habite toute l'Afrique, au sud du 15e degré de latitude nord. Il atteint 2,55 m. Il fréquente les broussailles, les arbres, la savane, ainsi que les rives des cours d'eau, où il nage très bien. Il se nourrit de Poissons, de Rongeurs, d'Amphibiens, d'Oiseaux et de serpents.

N. nigricollis habite les savanes africaines au sud du 25e degré de latitude nord. Il fréquente les mêmes milieux que *N. haje,* et se nourrit d'Amphibiens, de Rongeurs et d'Oiseaux nichant à terre. Irrité, il a la propriété de lancer aux yeux de son adversaire, d'une distance de 2 m, un mélange de salive et de venin, qui peut provoquer une cécité permanente. Il ne dépasse pas 2 m.

Haemachatus haemachatus est le plus agressif des Élapidés d'Afrique centro-méridionale. Il mesure jusqu'à 1,80 m, vit dans les broussailles, et est ovovivipare.

Boulengerina annulata, assez dangereux, fréquente les cours d'eau d'Afrique centrale. Il est très agressif dans l'élément liquide.

Ophiophagus hannah, le cobra royal, est le plus grand serpent venimeux. Il habite les bois, les forêts et la jungle de la Birmanie, la péninsule de Malacca, la Chine méridionale, les îles de la Sonde et les Philippines. Il mesure jusqu'à 5 m de long. Très agile, sauvage, fort irritable et aussi bien diurne que nocturne, le cobra royal attaque sans attendre les initiatives de ses ennemis. Son venin est extrêmement actif, et il est inoculé en quantité importante. Il se nourrit essentiellement de serpents et à l'occasion de Mammifères.

Le genre *Dendroaspis,* ou mamba, comprend quatre espèces vivant dans les broussailles et les forêts de la zone tropicale et du sud de l'Afrique. Très élancés, les mambas peuvent atteindre 3,50 m. Ils grimpent aux arbres, en descendent et se déplacent à terre avec une rapidité étonnante. Leurs dents venimeuses sont plus longues que celles des autres Élapidés; le venin serait plus actif que celui de tous autres Élapidés et Vipéridés africains. Ils se nourrissent d'Oiseaux et de Rongeurs.

Le continent américain compte trois genres d'Élapidés : les *Micrurus,* les *Micruroides* et les *Leptomicrurus.* Le premier compte quarante-sept espèces, le deuxième, d'Arizona, est représenté par une seule espèce et le troisième en comprend deux.

Les *Micrurus,* ou serpents-corail, longs au maximum de 1,50 m, ont une queue très courte, une tête très petite et non distincte du cou ; leur tronc à peu près cylindrique est couvert de petites écailles brillantes. Ils vivent dans le sol ou sous les pierres, ou encore dans l'humus. Ils se nourrissent de petits serpents fouisseurs ou non. Leur venin est très actif, mais les dents s'enfoncent peu dans les chairs, car elles sont courtes. Ces serpents sont assez doux et se laissent prendre à la main sans réagir.

En Asie du Sud-Est et dans les îles de la Sonde vivent les espèces du genre *Bungarus*. Les écailles de la ligne vertébrale sont larges et hexagonales. En outre, le maxillaire est bref et porte en avant deux dents courtes profondément sillonnées à bords très rapprochés.

L'espèce la plus commune, *B. fasciatus,* qui habite la péninsule indienne, la Birmanie, la Chine méridionale et l'Indochine, ne dépasse pas 1,75 m. Cette espèce nocturne, peu rapide, chasse dans les hautes herbes des Amphibiens, des Ophidiens, des Sauriens et des micromammifères.

L'espèce la plus dangereuse est *B. candidus,* qui habite dans les mêmes régions et aussi à Formose et aux Célèbes. Ce serpent mesure jusqu'à 1,20 m et vit à proximité des points d'eau et aux abords des villages. Son venin est de quatre à cinq fois plus actif que celui du *Naja haje*.

B. flaviceps est le plus grand et mesure 2 m.

Les *Acanthophis,* ou vipères de la mort, ont une morphologie qui rappelle beaucoup celle des Vipéridés et sont vivipares. Ils sont confinés en Australie, en Nouvelle-Guinée et aux Moluques. Ils ont la tête large, bien distincte du cou, couverte de plaques régulières, rugueuses, striées, et des supra-oculaires en forme de corne. Le tronc est gros, massif, déprimé, et couvert d'écailles carénées. La queue est fine, fortement comprimée à l'extrémité, et se termine par une longue épine tournée vers le haut. Les *Acanthophis* vivent dans les lieux sablonneux. Ils sont nocturnes et se nourrissent de micromammifères. L'épine caudale a pour rôle de faciliter la progression sur le sol. Apathiques et peu agressifs, ces serpents réagissent toutefois de façon brusque quand ils sont touchés ; leur venin est particulièrement toxique.

Pseudechis porphyriacus habite le Queensland, la Nouvelle-Galles du Sud et l'Australie méridionale. Ce serpent a la tête petite, peu distincte du tronc, et couverte d'écailles régulières et lisses. Les yeux sont minuscules, à pupille ronde. Le tronc est à peu près cylindrique et couvert d'écailles semblables à celles de la tête. La longueur maximale est de 2,10 m. Surtout aquatique, ce Reptile peut rester longtemps en plongée et passe la majeure partie du jour caché dans la végétation, sur les fonds vaseux ou sablonneux. Il passe l'hiver dans des cavités près des cours d'eau. Aussi bien diurne que nocturne, il chasse des Amphibiens, des Sauriens, des Oiseaux et des micromammifères. Il n'est pas agressif; il attaque seulement quand il est menacé.

Le genre *Denisonia* (dix-neuf espèces) habite en Tasmanie, en Australie et aux îles Salomon. La plus grande espèce est *D. superba,* d'Australie méridionale et de Tasmanie, qui peut atteindre 1,80 m. Ce serpent vit dans les mêmes milieux que *Pseudechis* et est peu agressif. Seule la morsure des plus grands individus est grave.

Les *Demansia* sont morphologiquement semblables aux Colubridés. On les trouve en Australie et en Nouvelle-Guinée. Les glandes à venin sont petites ; le venin est très actif.

Notechis scutatus, le serpent-tigre, est le serpent le plus venimeux d'Australie. Il vit dans les zones arides à maigres buissons, où abondent les Sauriens et les petits Marsupiaux qui constituent sa nourriture habituelle. S'il est en danger il attaque subitement. Il est vivipare.

Walterinnesia aegyptia, qui peut atteindre 1,28 m, habite les zones arides et buissonneuses d'Égypte, de l'Arabie, d'Asie Mineure, de l'Irak et de l'Iran. Il se nourrit de Sauriens et de Rongeurs.

Les **Hydrophidés** *(Hydrophidae),* ou serpents marins, ont la tête allongée, de même largeur que le cou. Le tronc comprimé, haut, plus ou moins caréné, augmente de volume vers la queue qui est étroite et en forme de rame. Les narines se trouvent à la partie supérieure du museau et peuvent se fermer complètement. Les yeux sont petits et à pupille ronde. Les écailles du dos et de la queue sont polygonales et juxtaposées, souvent carénées ou granuleuses. Les ventrales sont très petites et semblables aux dorsales. Le maxillaire antérieur porte deux dents canaliculées, assez petites, suivies immédiatement ou non d'une ou de plusieurs petites dents pleines. Le venin est très actif et contient essentiellement des neurotoxines. Ces serpents ne sont généralement pas dangereux lorsqu'ils nagent en mer, même s'ils sont dérangés ; toutefois, ils réagissent toujours quand ils sont touchés ou perturbés, lorsqu'ils se trouvent dans des mares d'eau de mer ou sur des coraux. Ils se nourrissent à peu près uniquement de Poissons, à l'exception de quelques espèces qui vont à terre. Ils sont vivipares et les petits sont mis au monde en mer.

Sauf l'*Hydrophis ornatus inornatus,* que l'on trouve dans certains petits lacs des Philippines où remonte la marée, toutes les autres espèces sont confinées dans les zones chaudes du Pacifique, de l'océan Indien et de la mer Rouge. On divise les Hydrophidés en deux sous-familles : les Laticaudinés et les Hydrophinés.

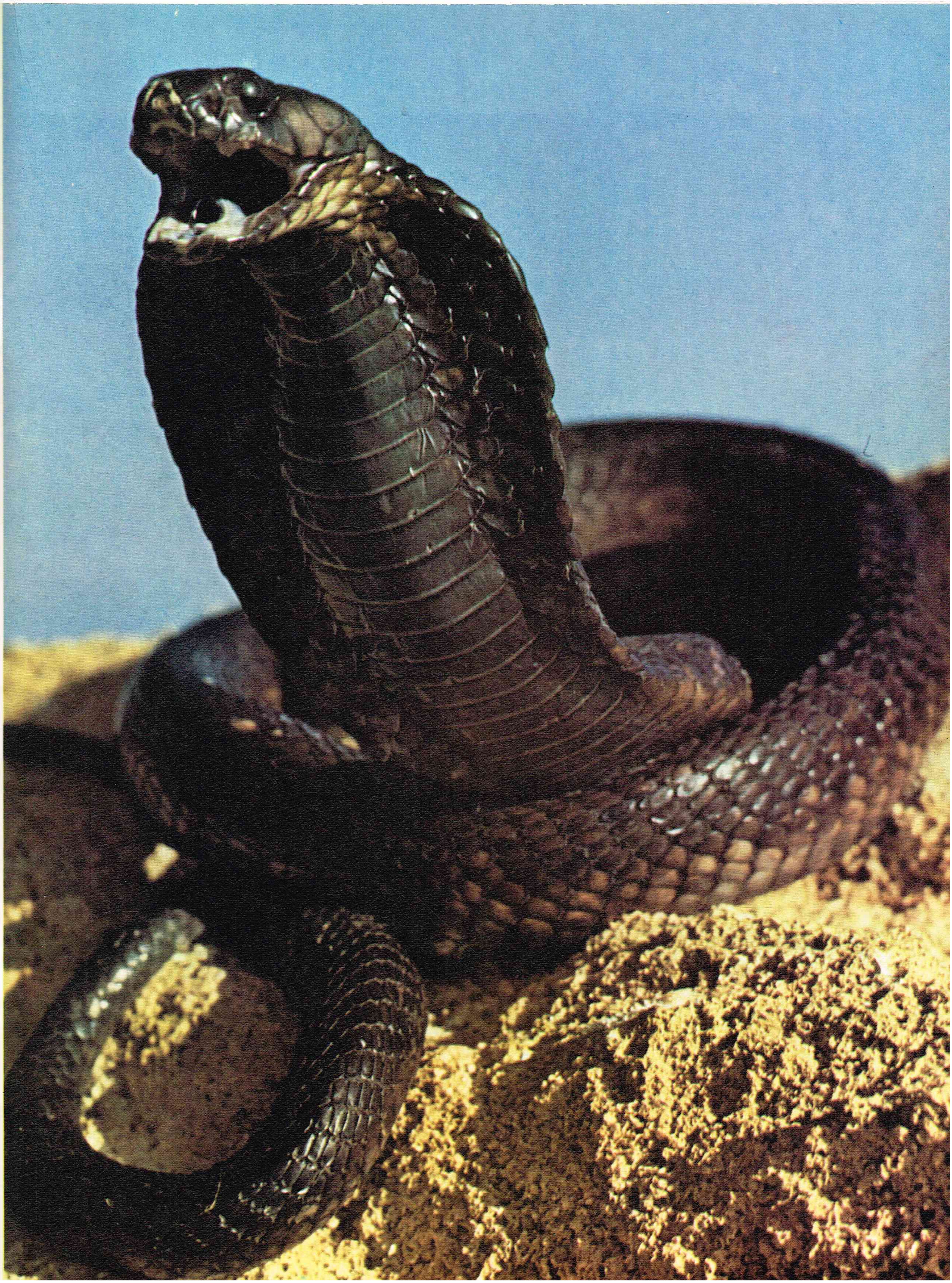
Les *Laticaudinés (Laticaudinae)* quittent parfois les eaux salées pour se rendre sur la terre ferme ; ils ont les ventrales et les sous-caudales réduites mais individualisées. Ils comprennent trois genres, *Aipysurus, Emydocephalus* et *Laticauda* avec une douzaine d'espèces. *Laticauda colubrina* habite les côtes de l'océan Indien, de l'ouest de l'océan Pacifique et des îles Salomon.

Les *Hydrophinés (Hydrophinae)* comptent treize genres; *Hydrophis* et *Pelamis* comptent treize espèces.

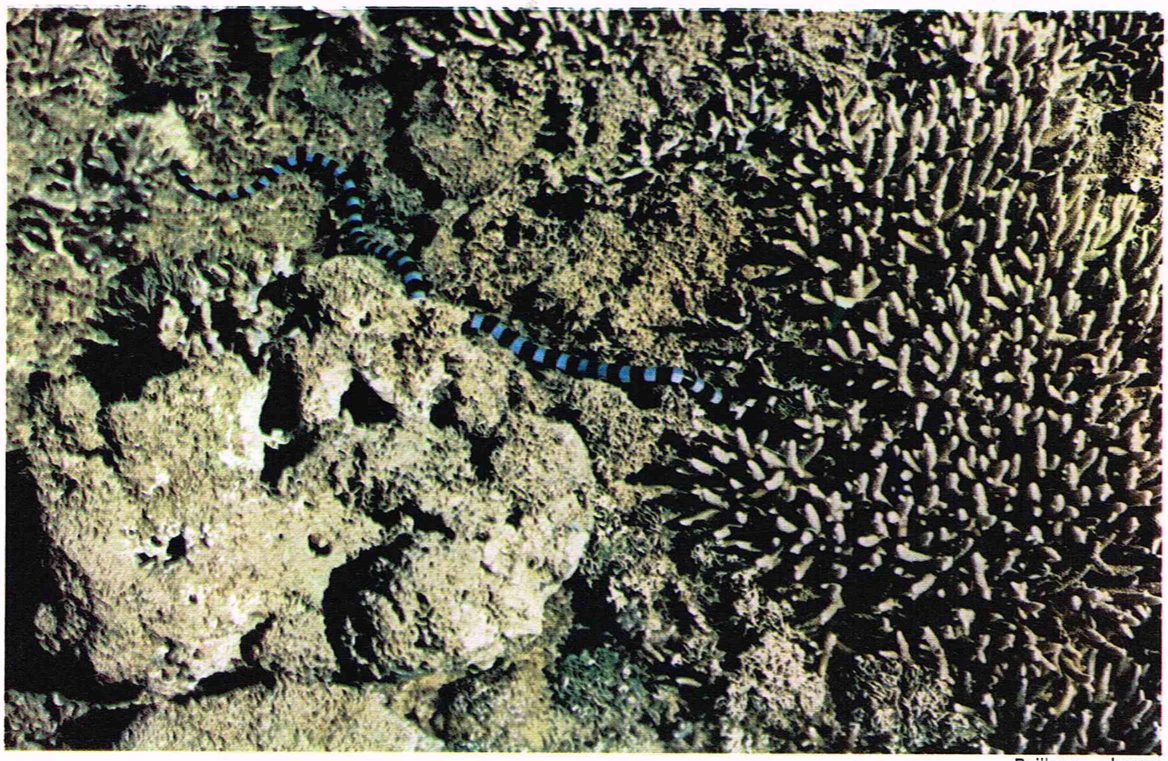
Pelamis platurus habite pratiquement toute l'aire de la famille.

Les *Hydrophis* sont les plus grands. *H. spiralis* atteint 2 m et habite l'océan Indien ainsi que les côtes de la péninsule malaise, des Ryu Kyu, des Philippines et de l'archipel indo-australien. Si l'on considère la taille réduite de ses glandes, son venin est plus actif que celui des cobras, et il est dangereux malgré ses petites dents.

▶ *Page ci-contre, un* **Naja haje** *en position d'attaque.*



▶ *Un Hydrophidé, ou serpent marin, du genre* Laticauda *(Nouvelle-Calédonie).*

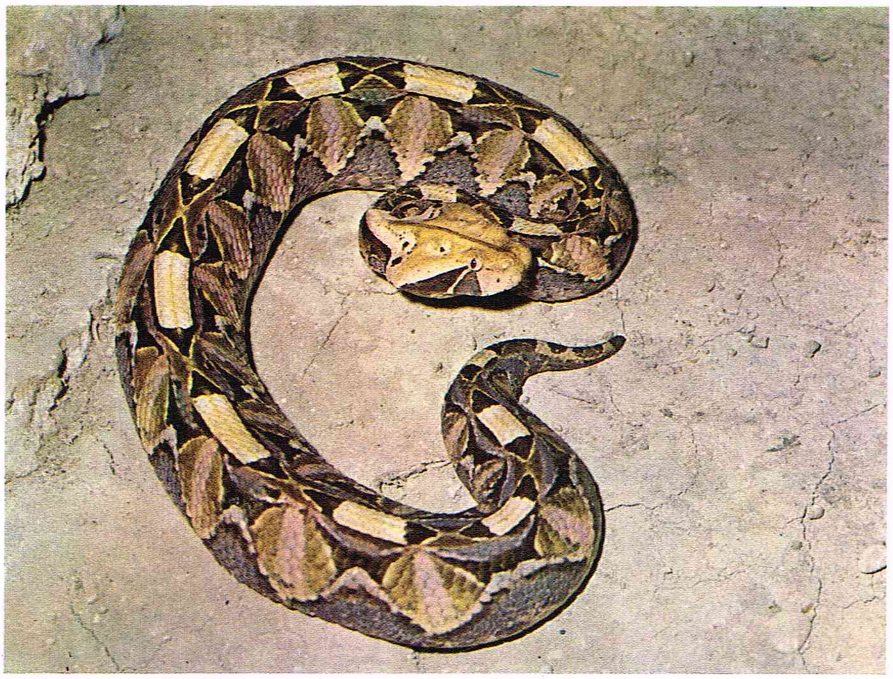


Bailleau - Jacana

▼ *En haut, tête de la vipère-rhinocéros* (Bitis nasicornis), *espèce des forêts d'Afrique centrale. En bas,* Bitis gabonica, *la redoutable vipère du Gabon; ses crochets sont très longs et son venin est mortel.*



G. Papini



A. Margiocco

Les **Vipéridés** *(Viperidae)* ont un maxillaire très court, à dents canaliculées courbes situées dans des gaines protectrices; les antérieures, les plus longues, sont fonctionnelles, les autres, plus petites, sont des dents de remplacement. Elles sont mobiles; quand l'Animal est au repos, elles sont repliées contre la voûte buccale, la pointe vers l'arrière; elles sont reliées à deux glandes situées de chaque côté de la tête. Chez les plus grandes espèces, les glandes à venin ont la grosseur du pouce. Le venin a la viscosité de la glycérine; il est limpide, de couleur différente selon les espèces, habituellement jaune verdâtre, caractérisé par une grande proportion de substances hémolytiques; il est mortel.

Du point de vue morphologique, les Vipéridés ont la tête triangulaire, bien distincte du tronc, une queue courte et souvent préhensile. Les pupilles sont généralement verticales. La livrée, variable selon les espèces, est assez vive. Les Vipéridés sont ovovivipares ou vivipares.

La famille est répandue dans toute l'Afrique, dans une grande partie de l'Asie, en Europe et en Amérique, du cercle polaire arctique jusqu'aux régions les plus chaudes, des plaines jusqu'à 3 000 m d'altitude, et des déserts aux forêts. Terrestres ou arboricoles *(Atheris),* les Vipéridés sont crépusculaires et nocturnes; ils se nourrissent essentiellement de Rongeurs, de Sauriens, d'Amphibiens, d'Oiseaux et d'Insectes.

La famille se divise en deux sous-familles, les Vipérinés et les Crotalinés.

Les *Vipérinés (Viperinae)* sont caractérisés par un maxillaire très court et ne possèdent pas de fossette entre l'œil et la narine. Les hypapophyses sont présentes sur l'ensemble du tronc. Le sulcus spermatique est bifurqué. La sous-famille compte une dizaine de genres.

Le genre *Atheris,* d'Afrique centrale, comprend sept espèces caractérisées par un tronc légèrement comprimé latéralement, une tête recouverte d'écailles imbriquées et carénées, et une queue préhensile. Ces espèces habitent les forêts ou les zones à végétation abondante, jusqu'à 2 500 m d'altitude; crépusculaires et nocturnes, elles vivent dans les buissons des rives des cours d'eau, se nourrissant d'Anoures arboricoles, de Sauriens, d'Oiseaux et de petits Mammifères. L'espèce la plus caractéristique est *A. ceratophorus,* du Tanganyika, qui possède de trois à cinq écailles dressées en cornes dans la zone supra-oculaire. Citons encore *A. squamiger,* d'Afrique centrale et de l'île Fernando Po.

Le genre *Azemiops* compte une seule espèce, *A. feae,* longue de 60 cm, et qui possède de larges écailles symétriques sur la tête; les dorsales sont lisses.

Le genre *Bitis,* avec douze espèces, est répandu en Arabie et dans toute l'Afrique. Il est caractérisé par une tête très large, aplatie et bien distincte du cou, couverte de petites écailles imbriquées et fortement carénées, un museau obtus portant les narines à la partie supérieure, des yeux petits, à pupille verticale, un tronc trapu, massif, large (jusqu'à 20 cm chez *B. gabonica*) ; les dorsales sont fortement carénées. La queue est courte, et même très réduite par rapport à la taille. Les crochets peuvent mesurer 5 cm de longueur *(B. gabonica).*

B. gabonica, la vipère du Gabon, habite les savanes africaines. Elle mesure près de 1,80 m. Elle est active durant la nuit et passe le jour à dormir sous les buissons. Ses mouvements sont habituellement très lents, mais son attaque est foudroyante. Le venin, très puissant, est riche en substances neurotoxiques; grâce aux longs crochets, il pénètre profondément et, quand il est directement injecté dans une veine ou une artère, il peut provoquer la

mort d'un homme en moins de cinq minutes. Les grands spécimens pèsent jusqu'à 8 kg.

Dans les savanes africaines, du Maroc à l'Arabie et jusqu'en Afrique du Sud, on peut rencontrer *Bitis arietans,* la vipère heurtante, espèce ovovivipare qui peut atteindre 1,70 m. Cette vipère est paresseuse et lente. Elle habite les broussailles maigres et les endroits semi-désertiques, jusqu'à 2 000 m d'altitude.

B. nasicornis, la vipère-rhinocéros, qui atteint un peu plus de 1 m, habite les sous-bois humides des forêts équatoriales d'Afrique.

Le genre *Causus,* avec quatre espèces africaines, a la tête plus ou moins distincte du cou et couverte d'écailles symétriques semblables à celles des Colubridés; le corps est couvert d'écailles lisses ou peu carénées, disposées plus ou moins obliquement. La queue est courte. Dans ce genre, la glande à venin, cylindrique, très longue, s'étend de la deuxième labiale supérieure au-delà de la trentième ventrale.

C. resimus, du Soudan, de Somalie, du Kenya, de l'Ouganda, du Tanganyika, du Mozambique et de la Rhodésie du Nord, atteint environ 50 cm. Son museau très proéminent est retroussé à l'extrémité. Ce serpent vit dans des zones humides à végétation abondante, à proximité de l'eau courante ou stagnante. Actif au crépuscule et durant la nuit, on ne le rencontre en plein jour qu'à la saison des pluies. Il se nourrit principalement d'Amphibiens. Il est lent, mais attaque très rapidement. Les œufs sont pondus dans l'humus.

C. rhombeatus, d'Afrique centrale, atteint près de 80 cm. Son museau plus ou moins obtus est peu proéminent. Son venin est moins actif que celui de la vipère aspic.

Le genre *Cerastes* compte deux espèces seulement. Il est caractérisé par une tête bien distincte du tronc et couverte de petites écailles tuberculées et carénées.

C. cerastes (Aspis cerastes), la vipère cornue, est largement répandue dans toute l'Afrique du Nord, en Arabie et en Asie Mineure. Elle peut mesurer 60 cm. Elle est ovovivipare. Son venin est très actif.

C. vipera habite le désert saharien, mais est répandue dans toute l'Afrique du Nord jusqu'au Sinaï et à la Palestine. Elle est longue de près de 50 cm.

Le genre *Echis* est caractérisé par une tête bien distincte du cou, mais bien moins large que chez les *Cerastes,* couverte de petites écailles imbriquées et fortement carénées.

E. carinatus habite l'Inde, le Pakistan, l'Afghanistan, la Russie orientale, l'Iran, l'Irak, la péninsule arabique et l'Afrique du Nord, et se rencontre au sud jusqu'au Kenya, à l'Ouganda, au Ghana et au Cameroun. Ce serpent, long au maximum de 83 cm, fréquente les lieux arides, caillouteux ou pierreux, à végétation maigre.

Le genre *Eristicophis* comprend une seule espèce, *E. macmahonii,* distribuée au Béloutchistan nord-occidental, dans le nord de l'Iran, en Afghanistan et au Pakistan. Elle atteint au maximum 70 cm, et rappelle assez *Cerastes vipera*. Elle est très rare et semble nocturne et confinée aux lieux sablonneux. Elle peut presque entièrement s'enfouir dans le sable, ne laissant sortir que le museau et les yeux.

Le genre *Vipera,* avec dix espèces, se caractérise ainsi : la tête est nettement distincte du cou et recouverte de petites écailles irrégulières, dont certaines, parfois dans la région supra-oculaire, sont plus grandes que celles qui les entourent et ressemblent aux écailles des Colubridés. Les yeux sont de taille moyenne et ont une pupille verticale; ils sont séparés des labiales par de petites écailles; les narines sont latérales, en contact avec la rostrale ou séparées de celle-ci par une naso-rostrale. Le corps est subcylindrique et couvert d'écailles carénées. Les sous-caudales sont disposées en deux rangs. La glande à venin est de petite taille.

V. ammodytes habite l'Europe du Sud-Est et l'Asie occidentale. Elle a au bout du museau une protubérance conique. La femelle mesure 95 cm de long alors que le mâle atteint seulement 90 cm. Cette espèce vit dans les forêts de Conifères, aux abords des clairières, le long des ruisseaux, dans les maquis ou les dolines karstiques et les pierrailles boisées; on la rencontre jusqu'à 2 500 m d'altitude (Balkans).

V. aspis, la vipère aspic, ou aspic, habite le sud-ouest de l'Europe. L'extrémité du museau est plus ou moins relevée



G. Papini

vers le haut. La frontale et les pariétales sont remplacées par de petites écailles. Il y a deux séries complètes de sous-oculaires. La longueur maximale est de 83 cm (femelles). On trouve cette espèce pratiquement dans tous les biotopes jusqu'à 3 000 m d'altitude (Alpes). Elle se nourrit de Rongeurs et d'Oiseaux au nid qu'elle chasse au crépuscule et la nuit. Les amours ont lieu habituellement en mars : quatre mois plus tard, la femelle met au monde ses petits. Cette vipère tombe en léthargie durant l'hiver, en colonies formées de vingt à trente individus. Très timide et peu agressive, elle ne se défend que si elle est touchée ou si l'on marche sur elle. Elle frappe sa proie de façon brusque et ramène immédiatement la tête dans la position de départ, prête à recommencer.

La péliade *(V. berus)* est largement répandue en Europe et en Asie centro-septentrionale. L'extrémité du museau est plate. La frontale et les pariétales sont nettement plus grandes que les écailles environnantes. Cette espèce, fort variable, est longue au maximum de 87 cm (femelles). Elle habite aussi bien les lieux secs que les endroits humides, en plaine et en montagne jusqu'à 3 000 m. Elle est surtout active le matin. Elle se nourrit de Rongeurs et d'Oiseaux au nid. Elle est plus agressive et plus irritable que les espèces précédentes, mais son venin est moins actif que le leur. Les mâles entrent en rut au printemps, et s'affrontent souvent, tête et partie antérieure du tronc dressées, en oscillant rythmiquement. Dans les régions où l'hiver n'est pas trop long ni trop rude, la reproduction a lieu tous les ans.

V. lebetina est l'une des plus grandes espèces du genre *Vipera*. Elle habite l'Afrique du Nord, les îles de la mer Égée et en Asie centrale. Les femelles peuvent atteindre 1,50 m. Cette espèce a des mœurs crépusculaires et nocturnes. Elle vit habituellement dans les lieux rocheux, à végétation clairsemée. Elle peut pénétrer dans les jardins, à la recherche des Rongeurs qui constituent sa nourriture habituelle.

V. russellii, la vipère de Russell, est asiatique. Elle peut atteindre 1,67 m. Elle a le museau trapu, avec d'amples narines. Le tronc est gros et la queue est courte. Le dos est fortement caréné. La vipère de Russell fréquente les prairies, les champs, les broussailles inextricables, et les rives des marais, jusqu'à 2 000 m d'altitude. Uniquement nocturne, elle se nourrit surtout de Rongeurs. Paresseuse et peu agressive, elle est facilement irritable quand elle est dérangée; elle émet alors de puissants sifflements, audibles à plusieurs mètres. Le venin est très actif et, s'il est introduit dans un gros vaisseau, provoque la mort en quelques secondes, sinon en quelques minutes.



G. Papini

▲ En haut,* Vipera ammodytes *vit dans les forêts de Conifères. En bas, détail de la tête montrant la protubérance qui orne le museau.



Kramer

▲ **Vipera berus,** *la péliade, est largement répandue en Europe et en Asie centro-septentrionale; elle se nourrit de Rongeurs et d'Oiseaux au nid.*

▼ **Vipera ursinii** *ressemble à* **V. berus;** *cette vipère vit de 1 000 à 2 400 m d'altitude, et se nourrit principalement d'Orthoptères.*

V. ursinii habite l'Europe centro-orientale. Elle ressemble à *V. berus*. Elle peut atteindre 60 cm (femelles). Cette vipère vit dans les pâturages de montagne, dans les terrains rocheux, sur les genévriers, et dans l'herbe, de 1 000 à 2 400 m d'altitude. Matinale et grégaire, elle se nourrit principalement d'Orthoptères et exceptionnellement de petits Rongeurs. L'accouplement a probablement lieu en avril, après la fonte des neiges. Les petits naissent d'août à octobre.

Les espèces de la sous-famille des *Crotalinés (Crotalinae)* possèdent un organe thermo-récepteur en fossette, situé entre la narine et l'œil. Grâce à ce dernier, les crotales sont en mesure de percevoir la présence de corps à température plus élevée que la température ambiante et en conséquence la présence d'Animaux à sang chaud qui constituent leur nourriture.

Chez les espèces des genres *Crotalus* et *Sistrurus,* les dernières vertèbres de la queue sont soudées les unes aux autres, et cet ensemble soutient un organe très particulier, la « sonnette »; celle-ci est constituée par un ensemble d'anneaux cornés articulés les uns avec les autres, qui, se heurtant quand le serpent fait vibrer la queue, produisent un son grave et intense. De telles vibrations atteignent une fréquence de quarante-huit par seconde. Après chaque mue, le serpent acquiert un nouvel anneau, mais à dix ans il commence à les perdre. Les Crotalinés comptent six genres et cent vingt-deux espèces, distribuées sur le continent américain (quatre-vingt-une), en Asie (quarante) et en Europe (une seule espèce).

Le genre *Agkistrodon,* avec douze espèces, est le plus répandu. Ses représentants se trouvent dans toute l'aire de distribution. Il est caractérisé par l'absence de sonnette et a la tête couverte de grandes écailles, régulières comme chez les Colubridés.

A. piscivorus, le mocassin d'eau, habite la Virginie, la Floride et les États du golfe du Mexique, jusqu'à l'Arkansas et l'Illinois. Long au maximum de 1,50 m, il a le museau obtusément pointu et légèrement recourbé vers le haut. Ce serpent fréquente les lieux marécageux couverts d'une végétation abondante. Bon nageur, il se nourrit d'Amphibiens, de Poissons, de petites tortues, d'Oiseaux, de Sauriens et de micromammifères. Cette espèce est active aussi bien le jour que la nuit, et sort de l'eau seulement à la fin de l'automne, pour hiberner dans des trous ou parmi les rochers. Très vif et irritable, le mocassin d'eau a un venin très actif, qui provoque de graves nécroses.

A. contortrix, la tête cuivrée, habite l'est des États-Unis, du golfe du Mexique à l'Illinois et à l'État de New York, à l'ouest jusqu'au Texas, au Kansas et au Colorado. On la trouve surtout dans les lieux humides, à peu de distance de l'eau.

A. halys, largement représenté dans toute l'Asie, habite les steppes. Crépusculaire et nocturne, il se nourrit de petits Rongeurs, de Sauriens et d'Oiseaux. Il atteint 80 cm.

A. rhodostoma habite au Siam, au Cambodge, au Laos, au Vietnam, dans les îles malaises, à Sumatra et à Java.

Le genre *Bothrops,* avec quarante-huit espèces, est distribué en Amérique centrale et méridionale. *B. atrox,* le fer-de-lance, ou « jararaca », habite les régions tropicales d'Amérique du Sud, et l'Amérique centrale. Il ne possède pas de sonnette. La tête est couverte de petites écailles semblables à celles du tronc. Le fer-de-lance vit dans les broussailles humides, les zones à végétation herbacée abondante, et les plantations de canne à sucre, jusqu'à 1 000 m d'altitude. Il se nourrit uniquement de Rongeurs. Il est très irritable. Étant donné la quantité de venin qu'il inocule, le fer-de-lance est le plus dangereux des serpents venimeux du continent américain. Les toxines sécrétées par les *Bothrops,* et par cette espèce en particulier, provoquent des plaies nécrosées. En l'absence de sérum, la mort survient en quelques minutes. La femelle met bas jusqu'à soixante-dix petits par portée; une telle prolificité explique que le fer-de-lance soit l'un des Ophidiens les plus communs d'Amérique du Sud tropicale. Actuellement, il semble avoir disparu de la Martinique et de Sainte-Lucie, les gouvernements offrant des primes pour l'exterminer.

B. nummifer habite toute l'Amérique centrale, du Mexique au Panama. Il est long au maximum de 60 cm. Son venin est essentiellement hémolytique mais peu toxique.

Le genre *Crotalus,* répandu du Canada méridional au Brésil et au nord de l'Argentine, est surtout abondant dans la région centro-méridionale des États-Unis et au Mexique. Il comprend vingt-six espèces. Le caractère particulier du genre est la possession non seulement d'une sonnette, mais aussi de petites écailles sur le dessus de la tête. En outre, cette dernière est très élargie postérieurement; le tronc est massif et déprimé, la queue est très courte; la pupille est verticale; enfin, toutes les écailles de la tête et du dos sont carénées.

C. adamanteus, le diamantin, long au maximum de 2,80 m, est la plus grande espèce du genre. Il est confiné dans les zones côtières, de Caroline du Nord à la Louisiane. Ce crotale vit dans les lieux à végétation basse, et va même sur les plages, jusqu'à la limite de la haute marée. Il est essentiellement crépusculaire et nocturne. Le jour, il reste caché et toujours en alerte, à l'ombre d'un buisson ou dans les herbes. Il se nourrit de gros Rongeurs, de lapins sauvages et d'Oiseaux qui nichent au sol. Très irritable, il peut dresser sa tête à 1,30 m du sol et il attaque



G. Papini



C. de Klemm - Jacana

▲ **Crotalus horridus,**
du nord-est des États-Unis, vit dans les bois et les zones rocheuses; on observera la « sonnette » à l'extrémité de la queue.

de façon brusque tout ce qui passe à sa portée. Le bruit de la sonnette, qui précède toujours l'attaque, permet souvent de se sauver. Le venin est très actif.

C. atrox, répandu de l'Arkansas et de l'Oklahoma jusqu'au centre du Mexique, et, à l'ouest, jusqu'en Californie, vit dans les déserts et les prairies.

C. horridus, du nord-est des États-Unis, long de 1,80 m au maximum, vit dans les bois des zones rocheuses. Durant le jour, il reste caché sous les rochers, souvent à proximité de l'eau, et il chasse la nuit des campagnols, les lapins, des écureuils et des Oiseaux. Peu irritable, il attaque seulement si on le touche, et le venin est moins actif que celui des espèces précédentes. En hiver, il hiberne souvent avec les *Agkistrodon.*

C. ruber, long au maximum de 1,80 m, habite le sud-ouest de la Californie, en Basse-Californie et au Mexique, dans les zones désertiques.

C. viridis est distribué dans l'ouest de l'Amérique du Nord et au Mexique, aussi bien dans les grandes prairies centrales des États-Unis que dans les zones rocheuses de montagne et même jusqu'aux zones semi-désertiques de l'Ouest. Diurne pendant la saison froide, crépusculaire et nocturne en été, il s'abrite de la chaleur sous les rochers, dans les buissons inextricables, dans les fentes des roches, et dans des trous de Rongeurs, particulièrement dans les tanières des chiens de prairie, avec qui il semble vivre en bonne intelligence. Il se nourrit uniquement de petits Rongeurs.

C. durissus, le cascabel, habite du Mexique méridional à l'ouest des Andes. Long au maximum de 1,80 m, il se distingue assez nettement de toute autre espèce. La zone vertébrale est très élevée, de sorte que la section du tronc a la forme d'un triangle isocèle à base large. La tête est relativement petite. La queue est plus longue que chez les autres crotales, et les écailles de la zone vertébrale sont nettement tuberculées. Beaucoup plus irritable que les autres, ce crotale mord sans aucune raison. C'est l'espèce la plus venimeuse du genre. Le venin a une action fortement neurotoxique.

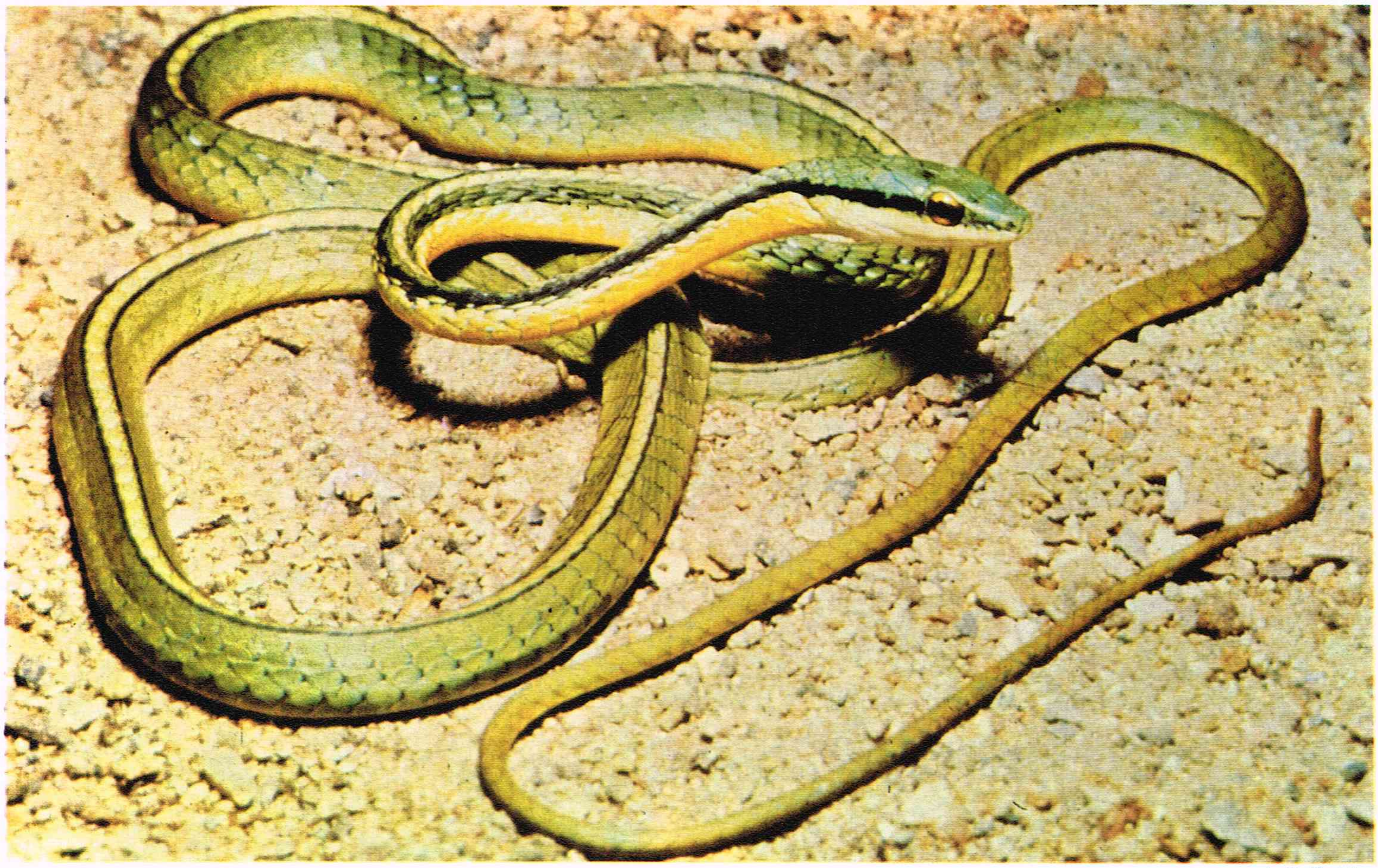
C. cerastes vit dans les milieux désertiques particulièrement sablonneux du sud de la Californie au Nevada méridional, dans le sud-est de l'Utah et le sud-ouest de l'Arizona. Long au maximum de 75 cm, il est caractérisé par une petite corne triangulaire sur les écailles supra-orbitaires, qui rappelle beaucoup celle de *Cerastes cerastes.* Comme les *Cerastes,* ce crotale se cache durant le jour dans le sable et se déplace latéralement en laissant sur le sable des traces obliques et parallèles. Ce mode de locomotion particulier lui permet de monter et descendre facilement les dunes de sable. L'hibernation consiste pour lui à s'enfouir dans le sable seulement pendant les jours les plus froids.

Le genre *Lachesis* compte une seule espèce, *L. mutus,* le « maître de la brousse », ou « surucucu ». Long au maximum de 3,60 m, c'est le plus grand Crotaliné. Il a la tête en forme de cœur. Les écailles céphaliques diffèrent peu des dorsales par la taille. La queue est courte et se termine en une pointe assez fine; elle est dépourvue de sonnette. Les dents dépassent 4 cm. L'espèce habite le Nicaragua, le Costa Rica, le Panama, l'île de Trinidad et le nord de l'Amérique du Sud jusqu'au Brésil, à la Bolivie et au Pérou. Ce serpent vit dans les forêts, souvent à proximité des cours d'eau, et reste toujours sur le sol, où il est mimétique avec la végétation du sous-bois. Diurne aussi bien que nocturne, il se nourrit presque uniquement de Rongeurs. Très irritable, il réagit vivement à la moindre menace. Les dents pénètrent toujours profondément. Ceci, joint à la quantité élevée de venin inoculée, fait que sa morsure est presque toujours mortelle. Il est ovipare et non vivipare comme les autres Crotalidés.

Le genre *Sistrurus,* avec trois espèces, est très proche des *Crotalus;* il en diffère par de grandes écailles céphaliques.

S. catenatus, le massasauga, est répandu dans la région centro-orientale des États-Unis, et va à l'ouest jusqu'à l'Arizona et au nord du Mexique. Il est long de 80 cm. Il vit dans les lieux très humides et fréquente les rives des cours d'eau. Il est essentiellement nocturne et se nourrit de micromammifères et d'Amphibiens.

Le genre *Trimeresurus,* avec trente-deux espèces, est largement représenté dans toute l'Asie, y compris les îles, et diffère des *Agkistrodon* (le genre systématiquement le plus proche) par une tête couverte de petites écailles carénées semblables à celles du tronc. Longs au maximum de 1,80 m *(T. flavoviridis),* les *Trimeresurus* ont une forme beaucoup moins trapue que les crotales, et la livrée est assez vive. *T. gramineus* est une espèce arboricole habitant l'Inde, le Népal, les îles Andaman, et les îles Nicobar. Qu'ils soient arboricoles ou aquatiques comme *T. flavomaculatus* des Philippines, les *Trimeresurus* vont à terre seulement pendant la nuit, et chassent des Amphibiens arboricoles ou terrestres, des micromammifères et des Insectes. Ils sont très peu irritables, se laissant généralement prendre à la main sans réagir. Leur venin, toujours très actif envers les proies, n'est guère dangereux pour l'homme.



J. H. Tashjian

▲ **Leptophis diplotrophs** ***est un serpent gracile de la famille des Colubridés.***

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON S.C., *Amphibians and Reptiles from Iran, Proceed. Cal. Acad. Sci.*, vol. 31 (16), p. 417-498, San Francisco, 1963. - ANGEL F., *Faune de France : Reptiles et Amphibiens,* Lechevalier éd., Paris, 1946. - BOULENGER G.A., *Catalogue of the Lizards in the British Museum,* Londres, 1885-1887, éd. 1964. - BOULENGER G.A., *Catalogue of the Batrachia Gradienta s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum,* Londres, 1889, éd. 1965. - BOULENGER G.A., *Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum,* Londres 1889, éd. 1961. - BOULENGER G.A., *Catalogue of the Snakes in the British Museum,* Londres, 1893-1896, éd. 1961. - BOURRET R., *les Serpents de l'Indochine,* éd. Basuyau & Cie, Toulouse, 1936. - CAPOCACCIA L., *Anfibi e Rettili,* Mondadori, Vérone, 1968. - CONANT R., *A Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern North America,* Houghton Miffin Co., Boston, 1958. - DOTTRENS E., *Batraciens et Reptiles d'Europe,* Delachaux et Niestlé éd., Neuchâtel, 1963. - FITZSIMONS V.F.M., *Snakes of Southern Africa,* Purnell & S., Johannesburg, 1962. - FUHN I.E. et VANCEA S., *Fauna republicii populare Romine : Reptilia, Amphibia, Acad. Républ. Popul.,* Bucarest, 1960-1961. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* XIV, *Reptiles,* 3 fasc., Masson édit., Paris, 1970. - HOGE A.R. et LANCINI V., *Sinopsis de las Serpientes venenosas de Venezuela, Publ. Occas. Mus. Cie Nat. Zool.,* Caracas, 1962. - INGER R.F., *Systematics and Zoogeography of Philippine Amphibia,* Fieldiana, Zoology, 33, 1954. - LANZA B., *Anfibi e Rettili,* in *Piccola Fauna d'Italia,* Martello, Milan, 1968. - LIU C.C., *Amphibians of Western China, Nat. Hist. Mus.,* Chicago, 1950. - MERTENS R. et WERMUTH H., *Die Amphibien und Reptilien Europas,* Waldemar Kramer, Francfort-sur-le-Main, 1960. - MINTON S.A., *A Contribution to the Herpetology of West Pakistan, Bull. Am. du Mus. Nat. Hist.,* 134 (2), p. 31-178, New York, 1966. - NIKOLSKYI A.M., *Faune de la Russie et des pays voisins, Reptiles, Ophidia,* Saint-Pétersbourg, 1916. - NIKOLSKYI A.M., *Faune de la Russie et des pays voisins, Amphibiens, Salienta et Caudata,* Saint-Pétersbourg, 1918. - NOBLE G.K., *The Biology of the Amphibia,* Dover Pub., New York, 1954. - OKADA Y., *Fauna Japonica, Anura, Amphibia,* Tokyo Electr. Engin. College Press, Tokyo, 1967. - PASTEUR G. et BONS J., *les Batraciens du Maroc, Trav. Inst. Chérifien,* Sér. Zool., 17, Rabat, 1959. - PASTEUR G. et BONS J., *Catalogue des Reptiles actuels du Maroc. Révision de formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie, Trav. Inst. Chérifien,* Sér. Zool., 21, Rabat, 1960. - PITMAN C.R.S., *A Guide to the Snakes of Uganda,* Kampala, 1938. - POPE C.H., *The Reptiles of China, Am. Mus. Nat. Hist.*, 10, p. 1-573, New York, 1935. - POYNTON J.C., *The Amphibia of Southern Africa,* Pietermaritzburg, 1964. - ROOIJ (de) N., *The Reptiles of the Indo-Australian Archipelago,* Brill, Leyde, 1917. - RUSSEL F.E. et SCHARFFENBERG R.S., *Bibliography of Snakes Venoms and Venomous Snakes,* Bibl. Assoc. Inc., West Covina, Californie, 1964. - SCHMIDT K.P., *A Check List of North American Amphibians and Reptiles,* Univ. Chicago Press, 1953. - SMITH M., *The Fauna of British India, Ceylon and Burma, Including the Whole of the Indo-Chinese Sub-region,* Londres, 1943. - SMITH M., *The British Amphibians and Reptiles,* Collins, Londres, 1964. - STEBBINS R.C., *Amphibians and Reptiles of Western North America,* McGraw-Hill, Londres, 1954. - TAYLOR E.H., *Amphibia Turtles, Lizards and Snakes of the Philippine Islands,* Londres, 1921-1925. - TWEEDIE M.F., *The Snakes of Malaya,* Singapour, 1954. - VILLIERS A., *Tortues et Crocodiles de l'Afrique Noire française,* I.F.A.N., Dakar, 1963. - WAGENER V.A., *The Frogs of South Africa,* Rurnell & Co., Johannesbourg, 1965. - WERMUTH H., *Systematik der rarenten Krokodile,* Mitt. Zool. Mus., Berlin, 29 (2), 1953. - WITTE (DE) G.F., *Exploration du Parc national Albert : Batraciens et Reptiles, Inst. Parcs nat. Congo belge,* 33, Bruxelles, 1941. - WITTE (DE) G.F., *Faune de Belgique : Amphibiens et Reptiles, Mus. Roy. Hist. Nat.,* Bruxelles, 1948. - WORRELL E., *Reptiles of Australia,* Angus & Robertson, Londres, 1963.